АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ

РУКОВОДСТВО
ПО ФИЗИОЛОГИИ

ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ

НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ



ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

УДК 612.833.81+591.51

Физиология поведения: Нейробиологические закономерности / Ред. А. С. Батуев. — Л.: Наука, 1987. — 736 с. — (Руководство по физиологии).

Книга является логическим продолжением первого тома двухтомника, посвященного изложению современных представлений о физиологических основах высшей нервной деятельности. Рассмотрены генетические и онтогенетические закономерности поведения. Освещены биологические предпосылки развития психических явлений в филогенезе. Подробно представлены достижения в области исследований физиологических основ коммуникации животных. Проанализированы биологические основы психофизиологии. В материалах тома нашли отражение представления многих отечественных и зарубежных физиологических школ. Библиогр. 2289 назв. Ил. 135. Табл. 14.

Авторы:

В. П. Бабминдра, А. С. Батуев, В. Л. Бианки, Н. Г. Бибиков, И. А. Вартанян, Л. А. Васильева, А. И. Карамян, В. Г. Кассиль, А. И. Константинов, Г. А. Куликов, В. П. Лапицкий, Н. Г. Лопатина, И. В. Малюкова, В. Н. Мовчан, Т. А. Натишвили, Е. А. Рябинская, П. В. Симонов, Н. Н. Соколова, Е. Н. Панов, В. В. Пономаренко, Н. А. Тушмалова, Е. Б. Филиппова, Л. А. Фирсов, К. В. Шулейкина

Ф $\frac{2007020000\text{-}581}{042\ (02)\text{-}87}$ 284-87—II

ПРЕДИСЛОВИЕ

Если первый том «Физиология поведения» имел подзаголовок «Нейрофизиологические закономерности», то второй том решено всецело посвятить обсуждению нейробиологических закономерностей поведения. У читателя, естественно, возникает вопрос: чем оправданы такие подзаголовки и что побудило отделить нейрофизиологию от нейробиологии? Начнем с этого момента. Последнее десятилетие развития наук о мозге и поведении знаменуется отчетливо выраженной тенденцией к интеграции сведений, полученных в смежных областях знания, и созданием на этой основе новой научной интеграции в виде нейронаук с соответствующими журналами и другими организационными атрибутами. Наряду с этим существуют ассоциации нейробиологов, нейроэтологов и другие. Считая, что термин «нейронауки» обозначает интеграцию высшего порядка, куда входят все дисциплины, изучающие нервную систему применительно к поведению, мы рассматриваем вполне правомерным термин «нейробиология», под которым мыслится комплекс научных направлений, нацеленных на изучение общебиологических закономерностей поведения. Быть может некоторые из читателей предпочтут как более адекватный термин «нейроэтология». Однако нам представляется, что этот термин сужает проблему, да и сам этологический терминологический аппарат для отечественной науки оказался весьма чуждым. Более того, традиции историзма в подходах к изучению поведения, основы которых заложены И. М. Сеченовым, А. А. Ухтомским, Л. А. Орбели и др., подразумевают широкое использование генетического, онтогенетического и филогенетического приемов в анализе поведения. Таким образом, комплекс наук (границы которого установить пока еще очень трудно), нацеленных на вскрытие общебиологических закономерностей поведения животных в естественной среде обитания, подводится под общее определение нейробиологии. Тогда с логической неизбежностью возникает вопрос о судьбе экологической физиологии поведения. Читатель наверное вправе упрекнуть автора предисловия в излишней категоричности, но мне представляется, что настоящая физиология поведения не может не быть экологической. Иными

словами, если мы хотим оценить весь диапазон поведенческих адаптаций данного животного, мы будем стремиться поместить животное в биологически адекватную для него среду или будем моделировать естественные экологические факторы в лабораторных условиях. Экологическая физиология появилась у нас и за рубежом в 30-х годах нашего столетия. Наряду и параллельно с ней во всю мощь уже развернуты исследования высшей нервной деятельности (поведения) собак в лабораториях И. П. Павлова. Устремления И. П. Павлова и его сотрудников касались разработки основных закономерностей условнорефлекторной деятельности. Для этого необходимо было изолировать животное от непредвидимого многообразия внешних воздействий — животное неизбежно помещалось в искусственную, заведомо обедненную среду. Такой редукционизм был оправдан, ибо позволил обнаружить такие феномены, которые невозможно изучать в экологически адекватной среде. Хорошо известно, какой богатый фактический материал получен в павловских лабораториях. Однако, будучи великим экспериментатором, сам И. П. Павлов стремился выйти из узких рамок лабораторного анализа и наблюдать поведение животных в условиях, приближенных к естественным. Наблюдая свободное поведение человекообразных обезьян при решении ими различных проблемных задач, И. П. Павлов пришел к известному выводу: «А когда обезьяна строит свою вышку, чтобы достать плод, то это „условным рефлексом“ назвать нельзя. Это есть случай образования знания, уловления нормальной связи вещей. Это — другой случай. Тут нужно сказать, что это есть начало образования знания, улавливание постоянной связи между вещами — то, что лежит в основе всей научной деятельности, законов причинности и т. д. Я на это хотел обратить внимание» (Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 3. с. 262—263). К этому времени в отечественной биологии уже завоевало прочное место направление исследований поведения животных, получившее название зоопсихологии (Д. Н. Кашкаров, А. В. Вагнер и др.). Послевоенный период характеризуется особым вниманием к таким формам поведения, которые могут возникать у животных только в экологически адекватной среде. Стало ясно, что изучение лишь выработанных в индивидуальной жизни форм поведения не сможет послужить интегральным методом изучения поведения животных. В основе же этологических исследований, главным объектом которых стало врожденное поведение, лежит изучение «морфологии» поведения, а отдельные поведенческие акты понимаются как целостные и неделимые. Мы не будем проводить анализ внутренних противоречий среди этологов (Лоренц, Тинберген, Шовен, Хайнд, Дьюсбери, Хейнрот и др.) и не ставим перед собой задачу методологической оценки их воззрений, в частности их критики рефлекторной теории поведения и некоторых наивных толкований о пусковых и реализующих механизмах поведения и отсылаем читателя к книге А. Д. Слонима «Среда и поведение» (Л., 1976). Вместе с этим этологические исследования дают физио-

логу огромный фактический материал, который должен стать предметом тщательного изучения, богатым арсеналом современного нейробиологического анализа. Значение этологических подходов состоит также и в том, что они индуцируют постановку современного нейробиологического эксперимента либо в условиях, приближенных к естественным, либо при моделировании экологически адекватных сенсорных факторов и целостных поведенческих ситуаций (Д. А. Бирюков, А. Д. Слоним, В. П. Протопопов, Л. В. Крушинский, Э. Ш. Айрапетьянц, Н. Н. Василевский и др.).

Один из традиционных вопросов физиологии поведения состоит в классификации того или иного поведенческого акта как врожденного либо как приобретенного в индивидуальной жизни, как безусловного или условнорефлекторного по своему происхождению. Становится очевидным, что чем более мы приближаемся к анализу поведения животного в экологически адекватной среде, тем сложнее становится сама операция сепаровки на чисто врожденные и чисто приобретенные компоненты. Л. В. Крушинский считает некорректным даже саму постановку такого вопроса в настоящее время, предпочитая говорить только об удельном весе генотипических и средовых факторов в формировании того или иного поведенческого акта. Соотношение указанных компонентов не является строго детерминированным, но определяется уровнями онто- и филогенетического развития организма и теми индивидуальными особенностями, которые специфичны для адаптивных возможностей данной особи.

Вновь и вновь перед биологами встает вопрос о том, насколько весь диапазон форм поведения животных, приобретенный в процессе обучения, исчерпывается условнорефлекторными актами. Не будем вспоминать различные драматические события в нашей науке, которые разворачивались в итоге дискуссий по этому вопросу. Однако не будем и забывать мысль самого создателя физиологии высшей нервной деятельности И. П. Павлова: «Было бы неоправдываемою претензией утверждать, что двумя описанными общими механизмами (временной связи и анализаторов, — *А. Б.*) исчерпывается раз навсегда вся высшая нервная деятельность высшего животного» (Полн. собр. соч., М.; Л., 1951; т. 3, кн. 1, с. 124). Таким образом, И. П. Павлов отнюдь не ограничивал диапазон поведенческих адаптаций безусловно- и условнорефлекторными актами. Уже при жизни И. П. Павлова стала формироваться концепция И. С. Бериташвили о психонервной деятельности, согласно которой значительное место в управлении поведением животных отводится восприятию целостных образов окружающей среды. В послевоенные годы развернулись исследования элементарной рассудочной деятельности животных (Л. В. Крушинский). Появляется тенденция к обоснованию нового направления — психофизиологии животных (Е. Н. Соколов). Зарубежные экспериментальные психологи давно и весьма плодотворно изучают различные сложные формы поведения животных, разработаны

весьма интересные, хотя и подчас спорные, теоретические концепции. Иными словами, продолжается интенсивная и иногда содружественная работа физиологов, зоологов, этологов, психологов, генетиков и других специалистов, направленная на поиски факторов управления сложным поведением.

Наиболее результативным подходом к анализу той или иной поведенческой адаптации оказывается онтогенетический, позволяющий изучать закономерности становления и реализации разных поведенческих актов в динамике возрастного созревания организма. Несомненно актуальным остается правило гетерохронии созревания функциональных систем организма, получившее название теории системогенеза П. К. Анохина. Динамика развертывания поведения животного от момента появления его на свет до наступления половозрелости всегда была интригующе интересной для естествоиспытателей. Нейробиологические подходы к изучению развивающегося мозга сегодня становятся весьма актуальными. Хотя следует признать при этом, что физиология еще не располагает какой-либо признанной общей теорией онтогенеза поведения. Биологи-эволюционисты — А. Н. Северцев, И. И. Шмальгаузен и др. — основывались в своих теоретических построениях преимущественно на морфологических закономерностях. Последнее время все больше внимания уделяется реализации поведенческих актов в зависимости от так называемых критических этапов развития. В поле зрения нейробиологии попадают такие явления, как импринтинг (запечатлевание), характерный для самых ранних этапов постнатального развития, и имитация (подражание), с помощью которых молодой организм приобретает первые навыки обучения. Становится очевидным, что генетически детерминированные свойства поведения могут и не иметь врожденного характера (т. е. не появляются к моменту рождения), а обнаруживаются к определенному этапу индивидуального развития, подготовленные предшествующим жизненным опытом организма. Перспективным подходом также может быть рассмотрение возникновения тех или иных форм обучения у животных разного возраста в зависимости от оценки им вероятностной структуры окружающей среды. Мы уже говорили, что историзм является одной из важных черт отечественной физиологии поведения. Филогенетические изучения закономерностей развития мозговых структур и поведенческих адаптаций, в основу которых положены взгляды Л. А. Орбели, Х. С. Коштоянца, Л. Г. Воронина, Г. И. Полякова, А. И. Карамяна и др., заложили фундамент современных общебиологических представлений об эволюции поведения.

В плане актуальных задач антропогенеза вновь со всей остротой поднимается проблема биологических предпосылок формирования процессов человеческого мышления. Вряд ли сегодня есть необходимость вновь подчеркивать социальную природу происхождения речи и человеческого мышления и возвращаться к проблеме соотношения биологического и социального в человеке. Современная эволюционная физиология начиная еще с Ч. Дарвина строит

логическую систему постепенного возникновения морфофункциональных предпосылок появления далеких предков человека. Сегдня с убедительностью доказано, что главный вектор эволюции мозга животных состоит в прогрессивном развитии высших ассоциативных систем, связанных с интегративной деятельностью мозга и управлением наиболее сложными формами поведения. Появляется все больше сомнений в том, что функциональная асимметрия больших полушарий мозга является исключительной прерогативой человека. Наоборот, накапливаются данные о том, что на довольно ранних уровнях эволюции млекопитающих полушария большого мозга уже неравнофункциональны, причем такая асимметрия может носить не только индивидуальный, но и видовой характер. Быть может, структурно-функциональное распределение операций между полушариями большого мозга является общим биологическим признаком и испытывает значительные эволюционные преобразования и усовершенствования в динамике антропогенеза.

Еще Дарвин обращал внимание на множество черт сходства человека с животными, но настойчиво проводя эту мысль в своих классических трудах, он явно недооценил принципиальное качественное значение социальных факторов в развитии речи и умственной деятельности человека. С учетом этого момента идеи великого естествоиспытателя не теряют своей актуальности. Дарвин писал: «Человек отличается от низших животных только тем, что он обладает бесконечно большей способностью ассоциировать в своем уме самые разнообразные звуки и представления; этим он обязан, конечно, высокому развитию своих умственных способностей» (Ч. Дарвин. Происхождение человека и половой подбор. Соч., т. 2 / Перев. И. М. Сеченова. СПб., 1896, с. 57). И далее: «Высшие животные обладают памятью, вниманием, ассоциацией идей и даже известной долей воображения и рассудка» (там же, с. 57). «У животных общественных способность взаимного сообщения между членами общины, а также с другими видами, между противоположными полами и между старыми и молодыми особями имеет чрезвычайную важность. Оно достигается обыкновенно при помощи голоса, но можно сказать наверное, что жесты и выражения тоже до известной степени взаимно понимаются ими» (Ч. Дарвин. О выражении ощущений у человека и животных / Перев. А. О. Ковалевского. СПб., 1896, с. 29). В другом месте Дарвин подчеркивает голосовое общение животных: «Четвероногие употребляют свои голоса для различных целей: как сигнал опасности, как зов одного члена общества к другому, или матери к потерявшемуся детенышу, или детеныша к матери о защите. . .» (Ч. Дарвин. Происхождение человека и половой подбор. Соч., т. 2 / Перев. И. М. Сеченова. СПб., 1896, с. 357). Мы столь подробно остановились на высказываниях Дарвина, чтобы подчеркнуть, какое пристальное внимание уделял ученый проблеме общения (коммуникации) животных как важнейшему фактору эволюции их поведения. В последние годы

в связи с развитием идеи о том, что популяция животных является подлинной формой существования вида, проблема поведенческой или этологической структуры популяций приобретает широкое общебиологическое значение. Задача сохранения индивида, популяции и вида в целом обеспечивается набором сложных коммуникативных связей между особями и индивидуальных адаптаций. Коммуникативные сигналы выделяются в самостоятельную группу, претерпевают тончайшую дифференциацию и становятся непременным элементом сложных поведенческих программ. По мере совершенствования головного мозга в онто-филогенезе эти программы первоначально состоят из элементов наследуемых координаций, но затем все более зависят от индивидуального опыта особи и требований конкретной ситуации. Весь сложный разномодальный репертуар общения животных и программы их двигательного поведения подчинены флюктуациям потребностно-мотивационной сферы животного. Широкий спектр поведенческих адаптаций животного, который, вероятно, еще далеко не исчерпан, становится предметом тщательного нейробиологического исследования современными средствами тонкого физиологического анализа.

Обсуждению вышеупомянутых проблем посвящена данная книга. Среди ее авторов — физиологи, зоологи, генетики и морфологи, т. е. представители тех дисциплин, которые объединяет нейробиология. Часть из вышеупомянутых проблем вошла в предшествующий том «Физиологии поведения» (1986) и обсуждается под рубрикой «Адаптивное поведение животных». Поэтому данный том «Физиологии поведения» в некоторых аспектах содержит логическое развитие и более широкое обсуждение ряда поднятых ранее проблем. Широкий общебиологический подход с попыткой рассмотреть эволюционные предпосылки формирования некоторых закономерностей высшей нервной деятельности человека — такова была задача, стоящая перед авторским коллективом.

Доктор биологических наук профессор А. С. БАТУЕВ

Часть I. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОВЕДЕНИЯ

Глава 1

ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ОСНОВ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

ВВЕДЕНИЕ

Прошло более 25 лет с момента выхода в свет монографии Фуллера и Томпсона «Генетика поведения» (Fuller, Thompson, 1960), от которой по праву ведется отсчет времени существования генетики поведения как самостоятельной научной дисциплины, и более 15 лет с момента выхода из печати I тома «Руководства по физиологии высшей нервной деятельности», на страницах которого в главе 6 «Генетика высшей нервной деятельности» В. К. Федоровым (1971) были подведены итоги отечественных и зарубежных исследований в этой новой области науки — составной и существенной части генетики поведения, нацеленной на изучение в первую очередь генетических основ индивидуально приобретенных форм адаптации. В последующий период времени появилось много работ, отражающих и обобщающих исследования в области генетики поведения (ВНД) (Актуальные . . ., 1975; Кайданов, Новиков, 1975; Физиологическая. . ., 1976, 1981; Корочкин, 1977; Крушинский, 1977; Genetics . . ., 1977; Трут, 1978; Крушинский и др., 1983; Ehrman, Parsons, 1984).

Генетика условного рефлекса неразрывно связана с именем И. П. Павлова, который положил начало генетическому аспекту в изучении ВНД и создал в 1933 году в Колтушах лабораторию экспериментальной генетики ВНД (Институт физиологии АН СССР).

Что же такое генетика условного рефлекса — элементарной ассоциативной формы обучения, возникшей в эволюции как механизм сугубо индивидуального приспособления к среде? Нам представляется, что генетика условного рефлекса — это прежде всего генетика центрального, обрабатывающего информацию и программирующего поведенческие акты, звена в деятельности ЦНС и свойств, от которых зависит характер ее функционирования.

К настоящему времени получены бесспорные доказательства зависимости от генотипа способности к образованию условных

рефлексов, для чего был использован весь арсенал генетических средств и методов. Коротко перечислим эти средства и разрешающую способность каждого из них.

1. Сравнительно-генетический метод. Позволяет выявлять общность и специфические особенности условнорефлекторной деятельности при изучении ее у животных, различающихся своей генотипической структурой в силу эволюционно возникшей специализации видов, рас и пород, а также в результате лабораторной селекции линий животных.

2. Селекционный метод. Позволяет проводить направленную селекцию и получать контрастные по проявлению (высокая—низкая) условнорефлекторной деятельности (или неврологических и других признаков) линии животных.

3. Гибридологический метод. Позволяет изучать характер наследования признака и установить число генов, определяющих различия по поведенческому признаку между сравниваемыми группами животных. Однако в силу сложного полигенного наследственного детерминирования большинства поведенческих признаков методы менделевского гибридологического анализа оказываются зачастую неприменимыми. В связи с этим для оценки числа генов, определяющих межлинейную или внутрипопуляционную изменчивость по поведенческому признаку, получения информации о распределении между родительскими группами животных доминантных, рецессивных генов и генов аддитивного действия, влияющих на признак, были разработаны новые методы генетического анализа количественных признаков, именно диаллельный анализ и др. (Актуальные . . ., 1975; Ehrman, Parsons, 1984).

4. Метод рекомбинантно-инбредных линий. Позволяет определять положение гена, ответственного за проявление признака, на хромосомной карте у мышей и крыс. Метод основан на изучении характера распределения изучаемого признака в системе рекомбинантных инбредных линий в сопоставлении с уже известным у них распределением аллелей локуса гистосовместимости. Рекомбинантно-инбредные линии получают от второго поколения скрещивания двух неродственных высокоинбредных линий путем строгого инбредного разведения их гибридных потомков.

5. Мутационный метод. Позволяет выявлять роль отдельных генов в наследственном определении признака.

6. Метод использования мозаичных, или химерных, особей, совмещающих в одном органе, в том числе и нервной системе, мутантные и немутантные части ткани, и получаемых генетическими методами или путем трансплантации органов (Актуальные . . ., 1975; Ширяева, Вайдо, 1980). Метод позволяет устанавливать автономность или неавтономность действия мутации, выявлять характер ее действия, суживать круг поисков анатомической локализации фокуса мутации.

К настоящему времени накоплен огромный фактический материал, свидетельствующий о видовых, породных, расовых и линейных различиях в скорости обучения, что позволяет говорить

о ее зависимости от генотипа. С помощью селекции были получены теперь уже многочисленные линии животных, в основном крыс и мышей, с высокой и низкой способностью к приобретению навыков при ориентации в лабиринте (линии Трайона, Герона, Томпсона), к образованию условных рефлексов активного избегания (УРАИ) (линии Бигнами, Бове и др.), к образованию пищедобывательных условных рефлексов (линии И. А. Шумской и А. И. Корочкина) (Физиологическая . . ., 1976; Шумская, 1979). Параллельно проводили исследования на линиях животных с известным генетическим дефектом анеуплоидных, полиплоидных, мутантных (Федоров и др., 1973; Крушинский и др., 1983). Весь этот комплекс экспериментальных исследований позволил сделать вывод, который сейчас уже звучит более чем тривиально: способность к обучению, в частности способность к образованию условных связей, так же как и любой другой признак организма, детерминирована генотипом. Генетическая изменчивость способности к образованию условных рефлексов обусловлена в основном действием полигенов, или множественных генов. Однако использование генетических методов высокой разрешающей способности позволяет выяснять действие на обучение не только отдельных хромосом, но и отдельных основных генов с определенной локализацией их в хромосомах и локализацией места их действия в ЦНС. Эти методы наиболее разработаны сейчас для дрозофилы (Hall, 1982). Так, у дрозофилы получены мутации одиночных генов, влияющих на обучение. Выделены мутации, приводящие к нарушению памяти. При изучении дрозофил-мозаик с разным распределением мутантных и нормальных участков нервной ткани получены факты, свидетельствующие о том, что местом действия мутации является головной ганглий.

В какой же мере универсальны способности к обучению? Используя системы множественных скрещиваний (диаллельный анализ) нескольких линий мышей, различающихся по способности к обучению в самых разных экспериментальных условиях, Оливерио и соавторы (Oliverio et al., 1972) обнаружили генетическую корреляцию между скоростью образования условных рефлексов при пищевом и оборонительном подкреплениях. Эти исследования позволили прийти к выводу о том, что особенности линий животных могут быть основаны на генетических различиях в способности головного мозга обеспечивать уровень обучения. О том же свидетельствуют эксперименты на дрозофиле. Мутанты дрозофилы со сниженной способностью к образованию условных оборонительных рефлексов проявляют такую же способность и в экспериментах с обусловливанием положения конечности. Они же испытывают дефицит памяти. Те же мутанты оказываются дефектными и по простым формам обучения, таким как привыкание и сенситизация. Это обстоятельство подтверждает в какой-то мере гипотезу Кэндела (Kandel, 1980) о том, что механизмы сенситизации составляют часть механизма выработки классического ассоциативного условного рефлекса. Принципиально эти меха-

низмы могут быть сходными. Сходство классического обусловливания и сенситизации состоит в том, что активность одного пути модулирует активность другого. Различие их кроется в том, что в первом случае деятельность обоих путей связана между собой по времени, а во втором данное условие необязательно. Общим биохимическим механизмом, связывающим все три явления, является участие циклического аденозинмонофосфата.

В то же время генетически детерминированный высокий или низкий уровень обучения может зачастую относиться лишь к решению какой-то определенной частной задачи. Например, один из мутантов дрозофилы дефектен по обучению лишь при условии использования в качестве условного раздражителя ольфакторного стимула, тогда как при экспонировании зрительного сигнала эти мутанты не отличаются от особей с нормальным генотипом по скорости образования оборонительного условного рефлекса.

После того как применение генетики как инструмента исследования со всей убедительностью и надежностью показало, что особенности условнорефлекторной деятельности, как и любые другие признаки организма, генетически детерминированы, на повестку дня встал вопрос идентификации генетических компонентов обучения и соотнесения особенностей его проявления как с определенными генами, так и с анатомическими и биохимическими субстратами в нервной системе, на которые эти гены действуют.

Для того чтобы установить связь между действием гена, поведением и особенностями функционирования нервной системы на разных ее уровнях, используются те же генетические методы (сравнительно-генетический, селекционный, гибридологический, рекомбинантно-инбредных линий, мутационный), позволяющие в разной степени выяснять причинно-следственную взаимосвязь между способностью к обучению и ее нейрофизиологическими, нейроанатомическими и нейрохимическими коррелятами. При этом необходимо помнить, что показать наличие существенной, статистически достоверной связи между двумя признаками можно, если одновременно сравнивать много (или хотя бы несколько) линий, различающихся по одному из этих признаков. Наиболее адекватным методом при сравнительно-генетическом подходе к исследованию механизмов поведения является диаллельный анализ, поскольку измерение изучаемых параметров здесь осуществляют не только у родительских линий, но и у всех возможных между ними гибридов первого поколения, что существенно увеличивает количество сравниваемых групп и, следовательно, достоверность выводов о существовании корреляционной связи. Применение селекционного подхода для исследования анатомических, физиологических и биохимических коррелятов обучения значительно увеличивает размах межлинейной изменчивости и приводит к накоплению в селектируемых линиях тех физиологических, анатомических и биохимических отклонений, которые вызывают изменение изучаемого поведения. Поэтому вероятность выявления коррелятов обучения увеличивается при работе с линиями, под-

вергнутыми длительному индивидуальному отбору, по сравнению с использованием случайно выбранных инбредных линий. Наибольший успех в понимании анатомических, физиологических и биохимических механизмов обучения может быть достигнут при использовании мутаций отдельных генов. Если сравнивать две линии, различающиеся между собой только по одному гену, то не остается сомнений, что наблюдаемые между ними различия по способности к обучению и неврологическим особенностям достаточно тесно связаны между собой причинно-следственными связями. Такой же разрешающей способностью обладает и метод рекомбинантно-инбредных линий.

Совершенно очевидно, что успешное применение генетических методов в отношении ВНД возможно только на основе целенаправленных гипотез. Надо сказать, что в этом отношении уровень отечественных исследований в области генетики условного рефлекса всегда выгодно отличался от зарубежного, поскольку сам метод условного рефлекса позволял как бы «прозванивать» все звенья нервной системы и тем самым помогал вычленять отдельные генетически детерминированные функциональные свойства и морфологические структуры, ответственные за формирование поведенческих реакций. Понимание же физиологической сущности тестов на обучение, используемых в зарубежных исследованиях, большей частью затруднено из-за их сложности. Впрочем, в последние годы метод условного рефлекса в анализе этих явлений начинает находить в зарубежных исследованиях все большее и большее применение (Kandel, 1980; Hall, 1982).

Отечественная генетика условного рефлекса сразу стала генетикой основных свойств нервных процессов. Работами Л. В. Крушинского (1946), а также В. К. Красусского (1963) была показана на собаках генетическая обусловленность силы возбудительного процесса, определяемой разными дозами кофеина. Больших успехов в изучении генетики подвижности нервных процессов достиг В. К. Федоров (1971). Им была выполнена работа по физиологии, статистическому обоснованию критериев определения подвижности нервных процессов, методическим условиям оценки этого свойства у грызунов — крыс и мышей. Сравнивая две линии крыс, различающихся по склонности к аудиогенным припадкам, В. К. Федоров установил линейные различия и по подвижности нервных процессов, что свидетельствовало о зависимости последней от генотипа. Это было подтверждено селекционным экспериментом. Реципрокные скрещивания изученных линий крыс показали, что наследование подвижности нервных процессов идет по материнской линии. Чтобы отдифференцировать роль генотипа матери от эффекта воспитания в формировании этого поведенческого показателя у потомков, были проведены контрольные эксперименты — межлинейные подсадки, показавшие отсутствие постнатального материнского влияния на изученный признак.

М. Е. Лобашев был первым, кто еще до раскрытия молекулярных основ генетического кода предложил плодотворные теорети-

ческие подходы к изучению генетики ВНД. В основу их были положены разработанные М. Е. Лобашевым (1956, 1959, 1960, 1964) представления о биологической сущности и значимости условного рефлекса, а также о параллелизме развития механизма временной связи в ряду вторично- и первичноротых. М. Е. Лобашев считал, что первым шагом в изучении генетики условных рефлексов должно быть исследование их наследственной базы — безусловных рефлексов и тех врожденных особенностей нервной системы, ее сенсорных и моторных отделов, на основе которых реализуются как безусловные, так и условные рефлексы. При изучении генетики неврологических особенностей выбор сразу пал на генетику такого признака, как порог нервно-мышечной возбудимости, наиболее изученного физиологически, а также довольно просто и легко тестируемого.

Возбудимость — одно из фундаментальных и универсальных свойств нервной системы, определяющих уровень функционирования самых разных ее звеньев и связанных с работой физиологических механизмов, сходных для животных различных филогенетических уровней. Это позволило надеяться на участие в наследственном определении порога возбудимости гомологичных генов у животных, стоящих на разных ступенях филогенетического развития. От уровня возбудимости как показал Л. В. Крушинский, в конечном счете зависит проявление действия генов, детерминирующих отдельные поведенческие акты. Порог возбудимости является основным параметром, по которому физиологи до сих пор оценивают функциональное состояние нервной системы.

Использование явления гомологии генов — оригинальный подход, имеющий прямое отношение к эволюции поведения, точнее к эволюции механизмов его генетической детерминации, предложила В. В. Пономаренко (1970, 1975, 1981). Гомологичными называют гены, характеризующиеся сходством выполняемой ими функции, а также общностью их происхождения. Представления о гомологии генов дают возможность целенаправленно выяснять особенности их проявления у разных животных, используя на первых этапах исследования удобные генетические объекты. Явление гомологии открывает возможность использования простых объектов, например беспозвоночных, для изучения механизмов условнорефлекторной деятельности и обеспечивает правомочность перенесения получаемых выводов с объекта на объект. Такие сопоставления дают возможность судить о степени эволюционного консерватизма, а также об универсальности конкретных механизмов, участвующих в регуляции поведения. Например, анализ проявления мутаций гомологичных генов, контролирующих поведение у разных видов животных, по сути дела является синтезом мутационного анализа поведения и сравнительного подхода и позволяет сравнивать тонкие механизмы генетического контроля поведения у животных различных филогенетических уровней (Пономаренко, Лопатина, 1981; Лопатина, Долотовская, 1984).

ГЕНОТИП, НЕВРОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ, УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Многолетняя программа исследований, разработанная М. Е. Лобашевым (1956, 1975) и его учениками (Пономаренко, 1971; Пономаренко, Лопатина, 1981), преследовала цель ответить на следующие вопросы.

1. Каков характер генетической детерминации порога возбудимости нервно-мышечного аппарата, измеряемого при раздражении одиночными электрическими импульсами длительностью 50 мс?

2. Какова роль генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости при раздражении длительными импульсами (2 и 50 мс), в наследственной детерминации порога нервно-мышечной возбудимости при раздражении импульсами длительностью 0.01 мс (краткосрочная возбудимость)?

3. Какова роль генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости, в наследственной детерминации ряда параметров, характеризующих процесс возбуждения (силу возбудительного процесса, его подвижность, уравновешенность, степень генерализации, скорость проведения нервного импульса)?

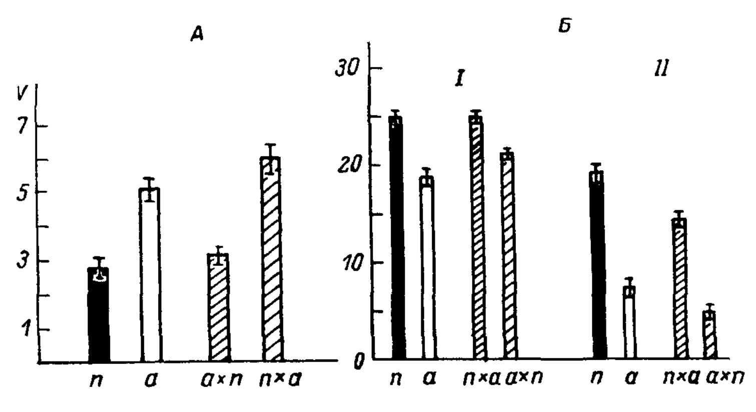
4. Какова роль генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости, в наследственной детерминации уровня возбудимости других периферических и центральных отделов нервной системы?

5. Какова роль генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости, в наследственной детерминации способности к образованию условных рефлексов и некоторых связанных с последней форм врожденного поведения (общая двигательная и ориентировочно-исследовательская активность, эмоциональная реактивность)?

6. Каковы пути влияния генов, контролирующих нервно-мышечную возбудимость, на способность к выработке условного рефлекса?

Исследования были проведены на животных различных филогенетических уровней (насекомые, рыбы, птицы и млекопитающие — грызуны). Исходя из гипотезы М. Е. Лобашева о том, что различия в свойствах нервной системы могут определяться дивергенцией видов животных по безусловным рефлексам, в исследованиях использовали природные генетические модели — близкие виды осетровых рыб, породы кур, экологические расы медоносной пчелы. Подбор осуществляли таким образом, чтобы сравниваемые виды, расы, породы животных отличались по строго определенным особенностям безусловных рефлексов, связанным с сенсорными, двигательными и мотивационными системами организма. Это позволило в наиболее короткие сроки получить ответ на вопрос: какова роль генетических различий в функциониро-

вании разных звеньев нервной системы в процессе дивергенции условнорефлекторной деятельности? Помимо этого использовали селектированные линии дрозофилы, различающиеся по ряду неврологических и поведенческих особенностей. Выбор животных, стоящих на филогенетической лестнице ниже млекопитаю-



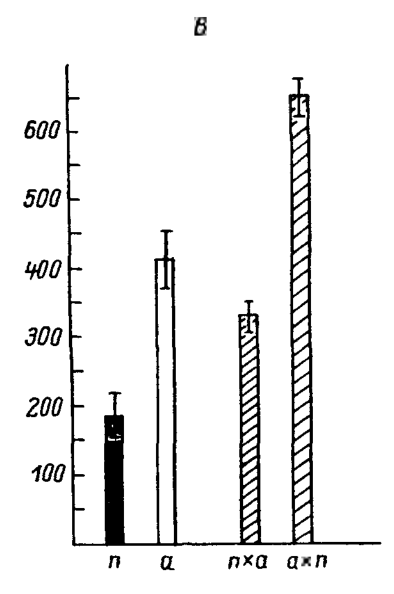


Рис. 1. Характеристика процесса возбуждения у кур породы плимутрок (*п*), австралорп (*а*) и их реципрокных гибридов (*п*×*а* — ♀ плимутрок × ♂ австралорп и *а*×*п* — ♀ австралорп × ♂ плимутрок) (по: Пономаренко, 1975).

А — порог нервно-мышечной возбудимости (реобаза), В; *Б* — величина положительного условного рефлекса, усл. ед.: *I* — в норме, *II* — при голодании; *В* — продолжительность животного гипноза, с.

щих, позволил при скрещивании исключить влияние материнского организма и воспитания на поведение потомства, у которого единственным связующим звеном между поколениями служили половые клетки.

В исследованиях на грызунах использовали высокоинбредные неродственные по происхождению линии мышей, а также линии крыс: а) селектированные по порогу нервно-мышечной возбудимости (В — высокий и Н — низкий пороги соответственно), б) се-

лектированные по скорости образования УРАИ (ВЛ — высокая и НЛ — низкая скорости).

О характере генетической детерминации признака — порог нервно-мышечной возбудимости. Сравнительно-генетические исследования и селекционный эксперимент показали высокую зависимость признака — порог нервно-мышечной возбудимости от генотипа. Характер наследования этого признака зависел от линии и вида животных, используемых в ходе гибридологического анализа. Так, Г. Д. Головачевым (1967) при межпородных реципрокных скрещиваниях кур было продемонстрировано доминирование высоких порогов долгосрочной возбудимости. В. В. Пономаренко (1975) на основе анализа гибридов F_1 от скрещивания

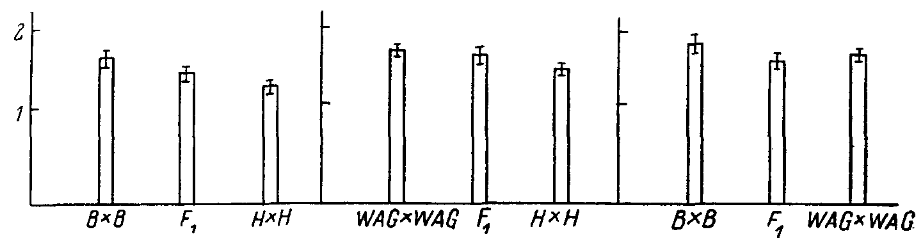


Рис. 2. Характер наследования порога возбудимости нервно-мышечного аппарата у гибридов F_1 от скрещивания крыс линий WAG, В и Н (по: Вайдо, 1981).

По оси ординат — порог возбудимости, В; *по оси абсцисс* — варианты скрещивания.

двух пород кур пришла к выводу о матроклинном характере наследования этого же признака (рис. 1). О таком же характере наследования порога нервно-мышечной возбудимости у рас медоносной пчелы свидетельствуют опыты Н. Г. Лопатиной (1979). Различия между данными Г. Д. Головачева (1967) и В. В. Пономаренко (1975) можно было бы объяснить тем, что они выполнены на разных породах кур, и тем, что эти эксперименты проводились в разных методических условиях. К выводу о том, что характер наследования порога возбудимости может зависеть от используемых в ходе гибридологического анализа объектов, можно прийти на основе анализа данных, полученных Е. В. Савватеевой (1976) при скрещивании четырех линий дрозофилы. Данные А. И. Вайдо (1981) также свидетельствуют в пользу того, что в зависимости от проведенного скрещивания порог нервно-мышечной возбудимости может наследоваться различным образом (рис. 2). При скрещивании линий В и Н наблюдается промежуточный характер наследования. Гибриды F_1 от скрещивания линий В и WAG/Sto обладают низкими порогами возбудимости, свойственными линии WAG. При скрещивании линий Н и WAG также доминирует последняя, несмотря на то что она обладает более высокими порогами возбудимости нервно-мышечного аппарата, чем линия Н. Так же как и в последнем случае, наследуется реобаза нервно-мышечного аппарата при скрещивании линий кур ВТ и НТ (вы-

сокая и низкая тормозимость яйцекладки) (Вайдо, 1981). Аналогичные данные были получены Ю. С. Дмитриевым и А. И. Вайдо (1981а) при скрещивании линий мышей C57BL с линиями BALB, SEC и DBA (табл. 1). При скрещивании линий мышей C57BL и BALB наблюдался промежуточный характер наследования и влияние со стороны материнской линии. Гибриды от скрещивания линий C57BL и SEC обладали низкой возбудимостью, свойственной линии SEC. Наконец, скрещивание линий C57BL и DBA дало высоковозбудимое потомство, сходное с C57BL. При этом так же, как и в первом случае, наблюдались матроклинные влияния.

Эти факты можно объяснить тем, что изученные признаки определяются полигенно, а различия между линиями и, следовательно, характер наследования зависят от разных генетических систем.

В настоящее время разработан метод генетического анализа, позволяющий вычленить из полигенной системы основной ген, ответственный за линейные различия по определенному признаку. Этот метод рекомбинантно-инбредных линий был использован Ю. С. Дмитриевым (1981) для локализации гена, контролирующего порог нервно-мышечной возбудимости у мышей. Проведенные исследования позволили заключить, что ген, контролирующий величины порогов нервно-мышечной возбудимости, сцеплен с геном гистосовместимости H(W56) или идентичен ему (локус H(W56) расположен на 9-й хромосоме в группе сцепления LG11). Таким образом, проведенные исследования позволили вычленить эффект отдельного гена из полигенной системы, вносящего основной вклад в изменчивость изучаемого признака, а также доказать его сцепленность (или идентичность) с определенным локусом на хромосомной карте. Символом *Exnm* (nervous musculus excitability) мы обозначили локус, сцепленный с H(W56) и ответственный за порог возбудимости, символом $Exnm^h$ — аллель, определяющую высокую величину порога возбудимости, символом $Exnm^h$ — аллель, определяющую его низкую величину.

Конкретизация локуса хромосомы, ответственного за уровень проявления порога нервно-мышечной возбудимости, важна не только как последнее звено в цепи доказательств генетической детерминации признака, но еще в большей степени как появление возможности изучать выражение этого гена на различных уровнях функционирования нервной системы вплоть до образования условного рефлекса. Как покажет дальнейшее изложение, эта возможность в большой мере уже реализована.

Роль генов, контролирующих долгосрочный порог нервно-мышечной возбудимости, в наследственной детерминации краткосрочного порога нервно-мышечной возбудимости. Проведенные в этом плане эксперименты показали, что в зависимости от того, какие конкретные виды и линии животных вовлечены в исследование, зависит характер связи между порогами долго- и краткосрочной нервно-мышечной возбудимости. Так, судя по данным Ю. С. Дмитриева (1981), различия по порогам возбудимости к дли-

Таблица 1

Средние величины порога нервно-мышечной возбудимости у мышей разных линий и их реципрокных гибридов при раздражении электрическими импульсами длительностью 2 мс (по: Дмитриев, Вайдо, 1981а)

Линии и их реципрокные гибриды	Число мышей	Порог нервно-мышечной возбудимости, $x \pm m$ В
C57BL/6J (B6)	29	0.59±0.02
F_1 (B6C)	36	0.48±0.01
F_1 (CB6)	50	0.43±0.01
BALB/cJ (C)	24	0.33±0.01
C57BL/6J (B6)	28	0.59±0.02
F_1 (B6S)	39	0.34±0.01
F_1 (SB6)	15	0.33±0.01
SEC/1ReJ (S)	28	0.34±0.01
C57BL/6J (B6)	29	0.59±0.02
F_1 (B6D)	29	0.68±0.02
F_1 (DB6)	8	0.53±0.04
DBA/2J (D)	27	0.39±0.01

тельным и коротким электрическим импульсам между изучаемыми им линиями мышей контролируются одним и тем же геном *Exnm*. О наличии общих генов в наследственной детерминации порогов нервно-мышечной возбудимости к действию длительных и коротких электрических стимулов у крысы, пчелы и дрозофилы свидетельствуют литературные данные (Савватеева, Лопатина,



Рис. 3. Корреляция между порогами возбудимости различных отделов периферической нервной системы у мышей 16 инбредных линий (по: Дмитриев, 1983).

а — пороги возбудимости при раздражении икроножной мышцы одиночными электрическими импульсами длительностью 2 мс; *б* — пороги возбудимости при раздражении икроножной мышцы электрическими испульсами длительностью 0.01 мс; *в*—*д* — пороги возбудимости при раздражении соответственно мышц и кожи хвоста и подошв лап электрическими импульсами от генератора переменного тока (50 Гц, 1 имп./с, длительность — 0.1 с). Во всех случаях линии мышей расположены в порядке увеличения порога возбудимости при раздражении икроножной мышцы одиночными электрическими импульсами длительностью 2 мс: C57Br/cd, A/J, SEC/1Re, RF, LG, BALB/c By, DBA/2, A/He, C57L, C58, C57BL/6 By, AKR, CBA, SWR, C_3H/He, 129.

1979; Пономаренко, 1981). В то же время из работы Г. Д. Головачева (1967) можно прийти к выводу о наличии различий в характере генетической детерминации указанных признаков.

Роль генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости, в наследственной детерминации возбудимости перифе-

Таблица 2

Характеристика возбудимости и скорости проведения ($\bar{x} \pm m$) в каудальном и большеберцовом нервах крыс линий В и Н (по: Вайдо и др., 1985)

Линия	Число крыс	Порог возбудимости, В		ЛП, мс	Скорость проведения, м/с
		n. tibialis	n. caudalis	n. tibialis	n. caudalis
Н	13	1.50±0.067	1.3±0.18	12.6±0.93	43.5±1.40
В	14	2.36±0.080	1.9±0.18	9.5±0.67	48.6±1.64
	P	<0.001	<0.05	<0.05	<0.05

рической нервной системы. Сравнительно-генетический и гибридологический анализ порогов возбудимости в различных отделах периферической нервной системы у 16 линий мышей позволил установить между ними высокую корреляцию (0.86—0.95 по Спирмену, $P < 0.01$) (рис. 3) (Дмитриев, 1983). Было показано далее, что дивергенция линий крыс, селектированных А. И. Вайдо (1981) по порогу нервно-мышечной возбудимости при раздражении большеберцового нерва, также привела к однонаправленной дивергенции по порогу возбудимости в другом отделе периферической нервной системы — каудальном (табл. 2) (Вайдо и др., 1985). Таким образом, совокупность полученных данных позволяет сделать вывод об участии общих основных генов в детерминации порогов возбудимости в различных частях периферической нервной системы.

Роль генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости, в наследственной детерминации возбудимости центрального отдела нервной системы. Сопоставление порогов возбудимости периферической нервной системы, измеренных Ю. С. Дмитриевым (1983), с порогами возбудимости центральных ее отделов, измеренных Казалой и соавторами (Cazala et al., 1974), позволило прийти к выводу о наличии той же закономерности. Линии мышей с высокими порогами нервно-мышечной возбудимости превосходили линии мышей с низкими порогами нервно-мышечной возбудимости и по порогам возникновения электроконвульсивных судорог, и по порогу самостимуляции при введении электродов в латеральный гипоталамус, что свидетельствовало об однонаправленности линейных различий по порогу возбудимости периферических и центральных отделов нервной системы.

Исследования на крысах также показали, что гены, детерминирующие порог возбудимости периферической нервной системы, участвуют в наследственном определении уровня возбудимости и центральных ее образований, в частности порога возбудимости ретикулярной формации среднего мозга (Александрова и др., 1981). Пороги возбудимости ретикулярной формации были обсле-

дованы в первую очередь, поскольку одной из важных функций ретикулярной формации, как известно, является активирующее влияние на другие отделы ЦНС. Следовательно, от уровня функционирования ретикулярной формации в известной мере будет зависеть тонус головного мозга в целом. О пороге возбудимости

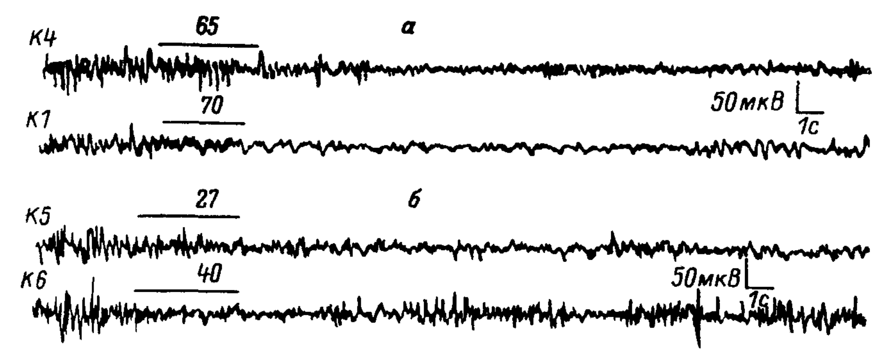


Рис. 4. Примеры реакций активации ЭЭГ у крыс, селектированных по величине порога возбудимости нервно-мышечного аппарата (по: Александрова и др., 1981).

а — с низкой, *б* — с высокой возбудимостью (отведение от сенсомоторной зоны). *Слева* — номера крыс; *горизонтальная черта* — период стимуляции; *цифры над ней* — сила тока, мкА. *Калибровка:* 50 мкВ/с.

мезенцефальной ретикулярной формации судили по порогу реакции активации, которая проявлялась в уменьшении амплитуды и увеличении частоты ЭЭГ у тестируемых крыс (рис. 4 и 5). Данные, представленные на рис. 4 и 5, свидетельствуют о том, что у крыс линии В, имеющей высокий порог возбудимости периферической нервной системы, порог реакции активации ЭЭГ оказался также высоким, тогда как линия Н, имеющая низкий порог возбудимости периферической нервной системы, соответственно имела и более низкий порог реакции активации ЭЭГ (табл. 3). Таким образом, проведенный цикл исследований с большой долей вероятности позволяет сделать вывод об участии генов, контролирующих порог возбудимости нервно-мышечного аппарата, в наследственной детерминации пороговых характеристик нервной системы в целом.

Таблица 3

Средние значения порога реакции активации ЭЭГ у крыс с высокой и низкой возбудимостью нервно-мышечного аппарата (по: Александрова и др., 1981)

Линия	Нервно-мышечная возбудимость, $x \pm m$ В	Реакция активации ЭЭГ, $\bar{x} \pm m$ мкА
Н	1.24±0.074	35.8±2.37
В	1.74±0.030	58.8±8.77
	<0.05	<0.05

Роль генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости, в наследственной детерминации комплекса характеристик

процесса возбуждения. Проведенный большой цикл исследований в этом направлении позволил выявить обусловленные генотипом корреляции между порогом нервно-мышечной возбудимости и большим набором нейрофизиологических параметров, характеризующих процесс возбуждения в разных отделах ЦНС. Эти исследования проведены в основном при сравнении различных пород кур (рис. 1) (Пономаренко, 1975). При этом силу, подвижность и уравновешенность нервных процессов оценивали по уровню условнорефлекторной деятельности и соответствующим тестам, разработанным в школе И. П. Павлова. О степени генерализации процесса возбуждения в высших отделах головного мозга судили по продолжительности животного гипноза. Эти исследования привели к заключению о наличии генетических корреляций между целым рядом показателей, характеризующих различные стороны процесса возбуждения рыб, кур, медоносной пчелы, протекающего в разных отделах нервной системы. Так, у видов, пород и рас животных, имеющих более высокую нервно-мышечную возбудимость, наблюдали и более высокую пищевую возбудимость, и более высокие показатели силы возбудительного процесса, и меньшую длительность животного гипноза. Такую же направленность имела изменчивость этих показателей у животных (кур) при экспериментальных воздействиях в онтогенезе, повышающих или понижающих пищевую возбудимость. Мутантные гены, снижающие уровень функциональной активности нервной системы (ФАНС) насекомых (медоносная пчела), вызывали тот же комплекс изменчивости — снижение нервно-мышечной и пищевой возбудимости, а также силы возбудительного процесса (Пономаренко, 1975). Результаты реципрокных скрещиваний изученных видов животных также свидетельствуют в пользу генетических корреляций между параметрами процесса возбуждения, поскольку они показали, что наследование всего комплекса показателей, характеризующих его, идет по материнской линии, что указывало на существенную роль цитоплазмы яйцеклетки в их наследственной детерминации.

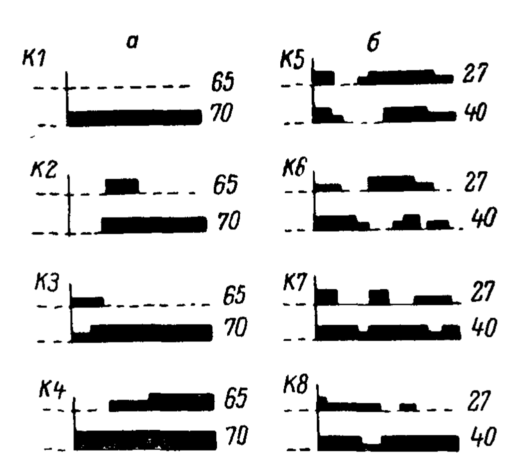


Рис. 5. Сводные данные по порогам активации мозга для крыс разных линий (по: Александрова и др., 1981).

а — с низкой, *б* — с высокой возбудимостью. *Цифры слева от графика* — номера крыс, *справа* — сила тока, мкА; *вертикальная черта* – момент стимуляции; *горизонтальные линии*: *штриховые* — фон покоя, *сплошные* — период активации (чем толще линия, тем более высокая степень активации ЭЭГ).

Сопоставление порогов возбудимости нервной системы у инбредных линий мышей, измеренных Ю. С. Дмитриевым (1983), и скорости проведения нервных импульсов по периферическим нервным волокнам, измеренной Хегманном (Hegmann et al., 1973) у тех же линий мышей, показало наличие высокой отрицательной корреляции между ними, что позволяет сделать вывод об участии общих генов, контролирующих пороги возбудимости нервной системы, в детерминации скорости проведения нервных импульсов по периферическим нервным волокнам. У линий крыс дивергенция в результате селекции по порогу нервно-мышечной возбудимости при раздражении большеберцового нерва также привела к дивергенции по скорости проведения нервного импульса в большеберцовом и каудальном нервах (табл. 2) (Вайдо и др., 1985). Однако эти признаки оказались не в обратной зависимости, как у мышей, а в прямой. С чем связано это противоречие, пока сказать трудно. Можно только отметить, что в экспериментах дается оценка скорости проведения по волокнам, а измерение порога возбудимости относится к нервному стволу. Для решения этого вопроса необходим, видимо, тщательный анализ морфологии изучаемых отделов нервной системы, что в настоящее время и делается.

Завершение этого цикла исследований позволяет сделать следующие выводы.

1. Гены, контролирующие порог возбудимости нервной системы, участвуют в наследственной детерминации большого комплекса функциональных характеристик нервной системы, связанных со скоростью проведения нервных импульсов, степенью генерализации процесса возбуждения, его силой и др.

2. Множественное проявление эффектов генов, контролирующих пороговые характеристики нервной системы, наводит на мысль о существовании общих физиологических и соответственно генетических механизмов, детерминирующих эти признаки. Основой общности могут быть функциональные или структурные особенности мембран и связанных с ними ферментов, определяющих уровень протекания разного рода клеточных процессов. Это предположение, высказанное В. В. Пономаренко (1970), блестяще подтвердилось в последующих исследованиях.

3. Анализ полученных данных позволяет думать о наличии генетически детерминированного уровня ФАНС, поскольку описанный выше комплекс характеристик, в высокой степени коррелирующих между собой, используется физиологами для определения функционального состояния нервной системы. Надо оговориться, что физиологи делятся по своему отношению к ФАНС (функциональное состояние нервной системы, тонус ЦНС) на две группы. Если одни авторы (Зимкина, Лоскутова, 1976) изучение ФАНС выделяют в самостоятельную научную проблему, считают правильным введение понятия «общий центральный тонус» и придают ему большое значение в определении поведенческой активности животных и человека, то другие (см.: Hassett, 1981)

высказывают мнение, что попытка объяснить такого рода явления (речь идет о скоррелированной изменчивости многих признаков) наличием ФАНС (или общим уровнем активности) приводит лишь к «смазыванию» данных о структуре таких комплексов вместо того, чтобы искать более сложные закономерности согласованного варьирования показателей. Проведенные исследования свидетельствуют в пользу объективного существования такого признака, как ФАНС. Наличие высокой корреляции между порогами возбудимости в разных отделах нервной системы (рецепторном, центральном, эффекторном) и между порогом возбудимости и рядом свойств нервных процессов, таких как сила возбудительного процесса, степень его генерализации, скорость проведения нервных импульсов и др., делает реальной оценку ФАНС по этому показателю. Таким образом, можно считать, что интегрированным выражением всех процессов, протекающих на разных уровнях нервной системы и определяющих как бы общую ее настройку, служит ФАНС — тот фон, на котором разыгрываются поведенческие реакции. Это, вероятно, самый основной физиологический канал воздействия генов на поведение и, судя по приведенным выше фактам, общий для животных разного филогенетического уровня. Последующие исследования подтвердили правильность этого вывода.

Роль генов, контролирующих порог возбудимости нервной системы, в наследственной детерминации способности к образованию условных рефлексов. Проведенный в этом плане цикл исследований полностью подтвердил мысль М. Е. Лобашева о том, что наследственную основу различий в условнорефлекторной деятельности составляют генетически детерминированные особенности безусловных рефлексов. Было показано также, что особую роль при этом играет наследственно обусловленный уровень пищевого рефлекса, одного из важнейших безусловных рефлексов животного, основного модулятора ФАНС. При этом у видов рыб, пород кур и рас медоносной пчелы, имеющих более высокий уровень ФАНС, наблюдали и более высокий уровень осуществления условнорефлекторной деятельности. Такую же направленность имела изменчивость этих показателей у животных (кур) при экспериментальных воздействиях, изменяющих ФАНС, в онтогенезе. Мутантные гены, снижающие ФАНС, снижали и способность к выработке пищевых условных рефлексов (пчела). Результаты реципрокных скрещиваний изученных видов животных также свидетельствовали в пользу генетических корреляций между уровнем ФАНС и способностью к выработке условных рефлексов, поскольку они показали, что весь комплекс показателей, характеризующий ФАНС, и способность к образованию условных рефлексов наследуются по материнской линии (рис. 1) (Пономаренко, 1975).

Наличие генетической зависимости между изучаемыми признаками было выявлено и на линиях крыс с помощью прямой и обратной селекции. Так, селекция линий крыс по скорости обра-

Таблица 4

Характеристика способности к обучению и порога нервно-мышечной возбудимости у линий крыс, селектированных по способности к образованию УРАИ (по: Дмитриева и др., 1984)

Тест	Линии крыс		P
	ВЛ	НЛ	
УРАИ, $\bar{x} \pm m$ условных ответов за 5 дней (100 сочетаний), %	64.7±56	15.3±3.4	<0.001
Порог нервно-мышечной возбудимости, $\bar{x} \pm m$ В	0.75±0.04	1.07±0.05	<0.001

зования оборонительных условных рефлексов (линии Федорова—Лопатиной) привела к дивергенции этих линий и по порогу возбудимости нервной системы (одному из показателей ФАНС) (табл. 4) (Дмитриева и др., 1984). Селекция линий крыс по способности к обучению при пищевом подкреплении (линии Трайона) также привела к дивергенции этих линий по порогу возбудимости их нервной системы. При этом у крыс с высокими показателями условнорефлекторной деятельности наблюдали более высокую возбудимость, чем у крыс линий с низким уровнем осуществления условнорефлекторной деятельности. Этот характер зависимости был обнаружен и при сравнении особей внутри линии по обоим признакам. Сравнительный анализ линий крыс, различающихся по порогу возбудимости нервной системы, в том числе четырех линий, специально селектированных по этому признаку, показал, что характер связи между уровнем возбудимости этих линий и скоростью образования условных рефлексов может быть более сложным (рис. 6). На этих линиях, селектированных по порогу возбудимости нервной системы, было установлено также, что уровень возбудимости, благоприятствующий осуществлению условнорефлекторной деятельности, может быть разным для оборонительных и пищевых условных рефлексов. Так, при пищевом подкреплении критерия обученности в первый же день опыта крысы линии $Н_1$ (плохо обучались УРАИ) достигали в 75 % случаев, тогда как крысы линии $В_1$ (хорошо обучались УРАИ) лишь в 30 % ($P < 0.05$) (данные А. И. Вайдо, личное сообщение).

Работы зарубежных авторов, выясняющие наличие корреляций между способностью к обучению и неврологическими особенностями, характеризующими процесс возбуждения в целом, могут быть интерпретированы идентичным образом, хотя разные авторы изучали в своих работах лишь отдельные параметры возбуждения. В одних исследованиях (Broadhurst et al., 1974) — это проводимость нервов, в других (Fleming et al., 1973) — появление вызванных потенциалов, в третьих — длительность животного гипноза, в четвертых (Zaide, 1974) — порог возникновения судорожного

припадка. Однако анализ этих исследований также позволяет думать о наличии генетической связи между способностью к обучению и параметрами возбуждения. Рядом авторов показан матроклинный характер наследования некоторых нейрофизиологических признаков. Часть авторов (Hegmann et al., 1973) высказывают сходное с В. В. Пономаренко представление о генетической детерминации особенностей мембран нервных элементов, определяющих плейотропный эффект генов на изучаемые признаки — показатели функционирования нервной системы.

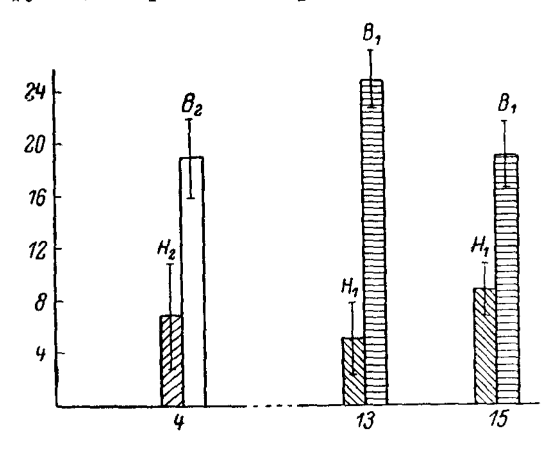


Рис. 6. Способность к обучению УРАИ у крыс линий, селектированных по порогу нервно-мышечной возбудимости.

По оси ординат — количество УРАИ, %; *по оси абсцисс* — порядковый номер поколения. *В* — высокие, *Н* — низкие величины порога возбудимости; *1* и *2* — первая и вторая селекционные программы.

У инбредных линий мышей была выявлена высокая отрицательная корреляция (0.88 по Спирмену, $P < 0.01$) между порогом возбудимости и способностью к образованию УРАИ (Дмитриев, Вайдо, 1981б; Дмитриев, 1983) (рис. 7, 8). Данные гибридологического анализа подтвердили наличие генетической связи между порогами возбудимости и способностью к обучению, а именно как порог возбудимости, так и скорость образования УРАИ проявляют одинаковый (доминантный, рецессивный, промежуточный, с уклонением в сторону матери или отца) характер наследования при скрещивании линий мышей (табл. 5). Такой же характер зависимости между порогом нервно-мышечной возбудимости и способностью к образованию УРАИ был обнаружен у мышей, несущих мутации одиночных генов, определяющих окраску шерсти (данные Ю. С. Дмитриева, личное сообщение). И, наконец, ген *Exnm*, расположенный в группе сцепления 9-й хромосомы, ответственный, как указывалось выше, за линейные различия по порогу нервно-мышечной возбудимости, оказался идентичным локусу, который, по данным Оливерио и соавторов (Oliverio et al., 1973), ответствен за различия по скорости образования УРАИ у этих же

линий мышей. Таким образом, полученные данные позволяют поставить точки над «и», поскольку дают окончательное доказатель-

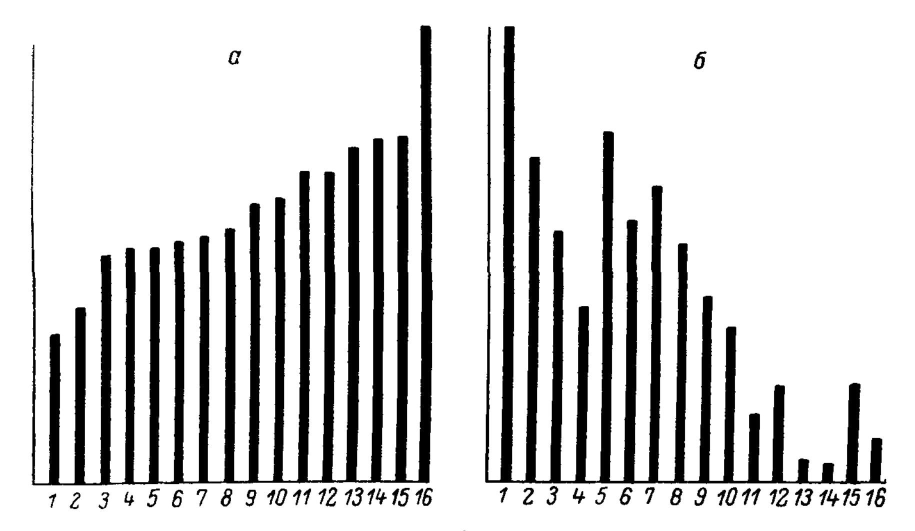


Рис. 7. Корреляция между порогом возбудимости нервно-мышечного аппарата и способностью к образованию УРАИ у мышей 16 инбредных линий (по: Дмитриев, 1983).

а — порог возбудимости при раздражении икроножной мышцы одиночными электрическими импульсами длительностью 2 мс, В. *б* — количество УРАИ, %. Линии мышей расположены в том же порядке, что и на рис. 3.

ство участия гена, контролирующего порог нервно-мышечной возбудимости, в детерминации уровня осуществления условнорефлекторной деятельности.

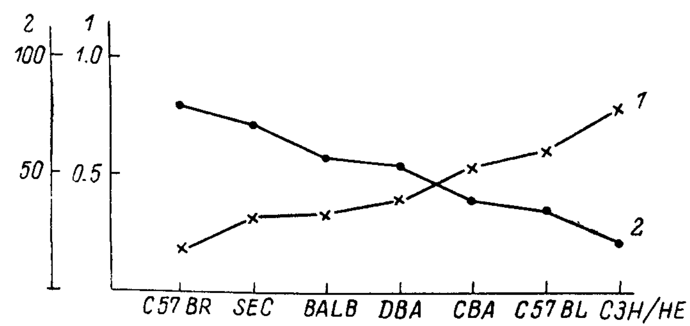


Рис. 8. Корреляция между порогом возбудимости нервно-мышечного аппарата (*линия* и *шкала 1*, В) и скоростью образования УРАИ (*линия* и *шкала 2*, %) у семи инбредных линий мышей, расположенных в следующем порядке: C57Br/cdJ, SEC/1ReJ, BALB/cJ, DBA/2J, CBA/J, C57Be/6J, C_3H/HeJ (по: Дмитриев, Вайдо, 1981б).

Итак, сравнительно-генетический, селекционный и гибридологический анализ выявил корреляции между изучаемыми при-

Таблица 5

Средние величины порогов возбудимости ($\bar{x} \pm m$ В) и скорости обучения ($\bar{x} \pm m$ УРАИ, %) у самцов родительских линий C3H/He и DBA/2 и их гибридов первого поколения C3D2F_1 (по: Дмитриев, Вайдо, 1981а)

Неврологические и поведенческие признаки	Линии мышей		
	C3H/He ($n = 20$)	C3D2F_1 ($n = 15$)	DBA/2 ($n = 20$)
Порог нервно-мышечной возбудимости при длительности импульса			
2 мс	0.55±0.02	0.59±0.03	0.39±0.02
0.01 мс	3.28±0.12	3.00±0.14	2.35±0.11
Порог возбудимости с кожи хвоста	28.7±1.0	26.4±0.7	13.6±0.6
Порог возбудимости мышц хвоста	12.1±0.3	12.8±0.4	4.9±0.4
Порог возбудимости подошв лап	30.6±1.2	24.2±0.9	18.5±1.2
Скорость обучения	39.2±2.6	40.1±7.7	98.4±13.7

знаками и позволил предположить, что в их основе лежит плейотропный (множественный) эффект какой-то общей группы генов. Использование мутаций одиночных локусов окраски шерсти, оказавших плейотропный эффект на оба изучаемых признака, приблизил к доказательству правильности нашего предположения. И, наконец, последний эксперимент позволил окончательно убедиться в идентичности генов, контролирующих линейные различия по порогу возбудимости нервной системы и ее способности осуществлять так называемую замыкательную функцию. Анализ всей совокупности данных, полученных в результате экспериментальных исследований многочисленных авторов, цитированных выше, позволяет думать, что характер этой зависимости является видо- и линиеспецифичным, возможно, в связи с видо- и линиеспецифичностью оптимума ФАНС, необходимого для осуществления конкретных форм ВНД. Это положение в определенной мере перекликается с высказыванием И. П. Павлова (1926) о связи очага оптимальной возбудимости в ЦНС с условнорефлекторной деятельностью.

Параллельно у тех же объектов изучали некоторые врожденные формы поведения, генетическая изменчивость которых может привести к изменчивости на уровне способности к образованию условных рефлексов. Исследования показали, что связь возбудимости с ориентировочно-исследовательской активностью наиболее инвариантна. В то же время влияние уровня возбудимости на другие формы поведения может быть также видо- и линиеспецифичным. Что же касается вклада генов, контролирующих такие «неассоциативные» особенности, как двигательная активность (общая и ориентировочно-исследовательская) и эмоциональная реактивность, то проведенные исследования позволяют сделать вывод об их возможном участии в наследственной обусловленности инди-

видуально приобретаемых форм поведения (Кулагин, 1982; Вайдо и др., 1983).

О путях влияния генов, контролирующих порог нервно-мышечной возбудимости, на способность к обучению. Последний этап нашей программы заключался в попытках выяснить характер проявления генов, контролирующих порог возбудимости нервной системы на разных уровнях ее функционирования, и таким образом попытаться понять пути воздействия этих генов на способность к образованию условных рефлексов.

Для решения этого вопроса были в первую очередь использованы линии мышей, различающиеся аллелями гена *Exnm*, контролирующими высокие и низкие величины порога нервно-мышечной возбудимости, и линии крыс В и Н, ВЛ и НЛ.

Анализ всей совокупности фактов, полученных разными авторами (Eleftheriou, Bailey, 1972; Oliverio et al., 1973; Eleftheriou, 1974; Дмитриев, 1981), позволил нам заключить, что ген *Exnm*, контролирующий порог нервно-мышечной возбудимости и способность к образованию УРАИ, идентичен гену, контролирующему содержание нейроактивных соединений — серотонина в плазме крови и норадреналина в тканях гипоталамуса. Последнее наводит на мысль о влиянии гена на продукцию какого-то вещества, которое может регулировать уровень содержания указанных выше нейромедиаторов, что может быть проверено экспериментально. Это исследование служит пока единственным примером полного генетического анализа, необходимого для получения цепи доказательств в пользу плейотропного влияния одного и того же гена на порог возбудимости нервной системы, содержание нейроактивных соединений и способность к образованию УРАИ у грызунов.

Генетические влияния, вызывающие линейные различия по порогу возбудимости нервной системы, могут идти через особенности биохимии, ионного состава и анатомии нервной системы. Нельзя исключить и возможность различного рода гуморальных влияний и прежде всего со стороны щитовидной железы (Лопатина, 1982).

Анализ литературных данных и собственные гипотетические представления позволили ограничить дальнейший поиск путей влияния генов на способность к обучению двумя основными моментами: на уровне анатомии мозга — морфологическими особенностями синаптической организации гиппокампа, на уровне биохимии — системой так называемых вторичных посредников (циклические нуклеотиды, кальций—калмодулин).

ГЕНОТИП, АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МОЗГА, УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ [1]

В настоящее время получило всеобщее признание положение об особой роли в процессах памяти и образования

[1] Авторы сердечно благодарят Наталью Ивановну Дмитриеву за консультативную помощь при написании этого раздела.

условных рефлексов гиппокампа (Виноградова, 1975; Eccles, 1983). Развитие гиппокампа в эволюции с переходом к наземному образу жизни указывает на важность его в анализе усложняющихся взаимодействий наземных организмов со средой. Завершение развития гиппокампа в онтогенезе также совпадает с критическим периодом — переходом к самостоятельной жизни и установлением активных контактов со средой. У незрелорождающихся животных нейрогенез гиппокампа завершается как раз в это время. Как известно, повреждение гиппокампа у человека и гиппокампэктомия у животных приводят к специфическим изменениям памяти — нарушениям запоминания новой информации и процесса регистрации информации. У животных это проявляется в нарушении угашения ориентировочной реакции на «новизну». Поэтому первоначально гиппокампу приписывали функцию генератора внутреннего торможения. По мере накопления данных эти представления эволюционировали таким образом, что тормозную функцию начали понимать в том смысле, что гиппокамп выступает в роли селективного или воротного образования, канализирующего насущные стимулы и угашающего реакцию на посторонние стимулы, в данный момент несущественные. Затем перешли к признанию функциональной специализации разных зон гиппокампа и реализации ими регуляторных влияний двояким образом — через ретикулярную формацию, определяющую уровень активации мозга, необходимый для фиксации памятного следа, и через основные лимбические проводящие пути, определяющие, какие именно сигналы подлежат длительному сохранению. Исследования синаптической передачи в гиппокампе, проведенные в последние 10 лет, показали, что пирамидные поля CA_1 и CA_3 гиппокампа, помимо обычных свойств, обладают уникальной способностью к генерации очень длительной, исчисляемой неделями, потенциации. Л. Л. Воронин (1983) и Экклс (Eccles, 1983) склонны рассматривать явление длительно действующей потенциации (ДДП) как основу долгосрочной памяти и обучения. ДДП, возникающая в ансамбле шипиковых синапсов пирамидных клеток гиппокампа после повторяющихся пресинаптических стимуляций, сама по себе аналогична условному рефлексу: повторяемые в течение 12 дней стимуляции приводят к сохранению ДДП в течение 37 дней; большее число стимуляций, выступающих в качестве подкрепления, обеспечивает сохранение ДДП в течение многих недель; многие районы коры отвечают на возникновение ДДП в гиппокампе генерацией своей собственной ДДП. Обнаружение и познание деталей возникновения ДДП является прекрасным подтверждением ранних гипотез памяти, согласно которым она кодируется длительными синаптическими потенциациями. Длительность и выраженность потенциации зависит от силы стимуляции (количества вовлеченных в активацию пресинаптических элементов) и положительно коррелирует со способностью животных к обучению. В связи с этим a priori можно было ожидать, что генетическая изменчивость характера распределения гигантских синапсов аксонов гранулярных

клеток зубчатой фасции («синаптические окончания с памятью», как их называют), или мшистых волокон, на пирамидных нейронах полей CA_3+CA_4 гиппокампа приведет к изменчивости на поведенческом уровне и, в частности, способности к образованию условных рефлексов. Если между указанными признаками — характером распределения мшистых волокон, от чего, как предполагают, может зависеть ДДП, и способностью к обучению — существует генетически детерминированная зависимость, т. е. если в наследственном определении обоих признаков участвуют общие гены, то генетически детерминированная изменчивость одного из признаков должна повлечь за собой изменение в уровне проявления второго. Такого рода факты сейчас уже получены. Так, при изучении топографической организации связей структур мозга и распределения синапсов на нейронах у различных линий мышей были выявлены генотипические вариации этих признаков и их значение для вариабельности поведения (Schwegler, Lipp, 1981; Gozzo, Amassari-Teul, 1983). У инбредных линий мышей с целью определения зависимости от генотипа изучали вариации в распределении синапсов, образованных мшистыми волокнами гранулярных клеток зубчатой фасции, на дендритах пирамидных нейронов в поле CA_3. Были обнаружены значительные генотипические различия по количественным и качественным вариациям мшистой волокнистой системы у исследуемых линий мышей, крайне выраженные у линий DBA и C3H. У линий мышей DBA мшистые волокна не образуют заметной интра- и инфрапирамидной синаптической зоны, но они дают весьма обширную супрапирамидную синаптическую зону. Обратные отношения наблюдались у мышей линии C3H. Мшистые волокна у них образовали большую интра- и инфрапирамидную синаптическую зону и очень незначительную супрапирамидную зону на небольшом участке поля CA_3 гиппокампа. Основываясь на полученных результатах, авторы пришли к выводу, что генотипическая изменчивость распределения синапсов на апикальных и базальных дендритах пирамид поля CA_3 гиппокампа, образованных мшистыми волокнами, может иметь важное значение для наследственно обусловленного уровня активации таких нейронов. В связи с этим у разных линий мышей в иннервацию могут включаться разные популяции нейронов, что может иметь важное значение для поведения. Изучение связи между поведением и различиями по распределению мшистых волокон гиппокампа у этих линий мышей подтвердило правильность такого рода рассуждений. Оказалось, что число терминалей мшистых волокон, оканчивающихся на дендритах пирамид поля CA_3 гиппокампа, находится в определенной связи со способностью мышей к образованию УРАИ. При этом оказалось, что между числом терминалей, оканчивающихся на базальных дендритах, и уровнем осуществления УРАИ существует высокая отрицательная корреляция (0.90, $P < 0.01$) (рис. 9). Такая же зависимость была обнаружена и при изучении четырех линий крыс, специально селектированных по скорости образования УРАИ. Мы имеем в виду так называемые Римские

(Бигнами) линии крыс и линии крыс, селектированные по способности к обучению В. К. Федоровым и Н. Г. Лопатиной в Институте им. И. П. Павлова АН СССР. В обоих случаях селекция по способности к образованию УРАИ привела к дивергенции этих линий по характеру распределения мшистых волокон, что позволяет думать об отрицательной корреляции между числом терминалей, оканчивающихся на базальных дендритах пирамид, со скоростью образования УРАИ (Schwegler, Lipp, 1981; Дмитриева и др., 1983, 1984; Дмитриева, Гоццо, 1985). В исследованиях Н. И. Дмитриевой и Ст. Гоццо (1983), проведенных на линиях крыс (селекция В. К. Федорова и Н. Г. Лопатиной), было показано

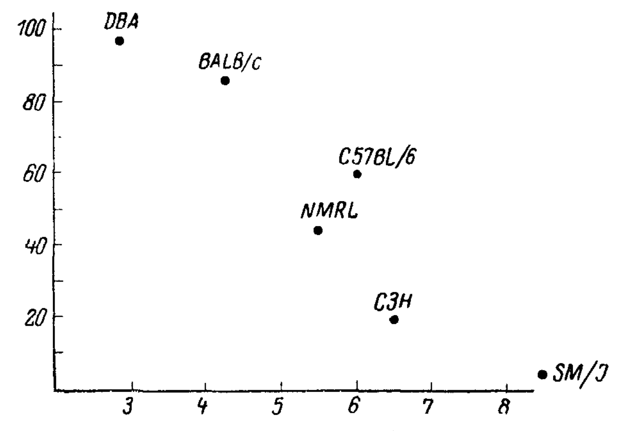


Рис. 9. Корреляция между числом терминалей мшистых волокон, оканчивающихся на базальных дендритах пирамид поля CA_3 гиппокампа (*ось абсцисс*), и способностью к образованию УРАИ (*ось ординат*, %) у инбредных линий мышей (по: Schwegler, Lipp, 1981).

также, что у крыс, селектированных на высокий уровень исполнения УРАИ (линия ВЛ), терминали мшистых волокон наиболее многочисленны на апикальных дендритах пирамид гиппокампа (рис. 10, 11). При этом общая площадь, занятая мшистыми волокнами, у обеих линий оказалась равной. Меньшее число терминалей, оканчивающихся на базальных дендритах, рассматривается как одно из условий, способствующих снижению тормозного влияния гиппокампа на исполнение реакции избегания, поскольку удаление его большей части приводит к облегчению этой реакции. Увеличение числа терминалей мшистых волокон, оканчивающихся на апикальных дендритах пирамид, что обнаружено у линии ВЛ (высокий уровень активного избегания), видимо, создает лучшие условия для проявления их уникальных свойств, связанных с развитием состояния длительной потенциации в ответ на раздражение зубчатой фасции. У животных контрастной к ВЛ линии НЛ (низкий уровень реакции избегания) возрастает тормозное значение гиппокампа (увеличено число терминалей на базальных дендритах) и оказывается сниженной способность к пластической модифика-

ции нейронов гиппокампа (меньшее число терминалей на апикальных дендритах пирамид).



Рис. 10. Область поля CA_3 гиппокампа, где производили подсчеты числа терминалей мшистых волокон, оканчивающихся на базальных дендритах пирамидных нейронов (по: Дмитриева и др., 1983).

Размеры области указаны в микрометрах.

Дальнейшие исследования анатомических особенностей мозга крыс линий ВЛ и НЛ, выполненные Н. И. Дмитриевой (личное сообщение), выявили у них и другие различия, возможно, обусловливающие усиление и увеличение притока афферентной информации к гиппокампу за счет усиления его связей с корой. Так, у крыс линии ВЛ оказались бо́льшая общая ширина двигательной коры, бо́льшие размеры зубчатой фасции, мозолистого тела и бо́льшее число миелинизированных волокон в последнем по сравнению с животными из линии НЛ. Очень может быть, что распределение мшистых волокон является неизбежным конечным этапом усиления пути кора больших полушарий головного мозга—энторинальная кора—зубчатая фасция—поле CA_3 гиппокампа. У взрослых самцов крыс линии ВЛ оказались увеличенными также размеры пирамид-

Таблица 6

Объем пирамидных клеток в поле CA_3 гиппокампа у самцов линий крыс

Линия	Объем пирамидных клеток в поле CA_3, $\bar{x} \pm m$ мкм	P
ВЛ	1105.1 ±43.37	<0.01
НЛ	879.6 ±71.50	
В	1003 ±7.8	
Н	821 ±43	<0.001

ных клеток поля CA_3 (табл. 6). Можно думать, что увеличение размеров клеток соответствует более высокому уровню их функционирования.

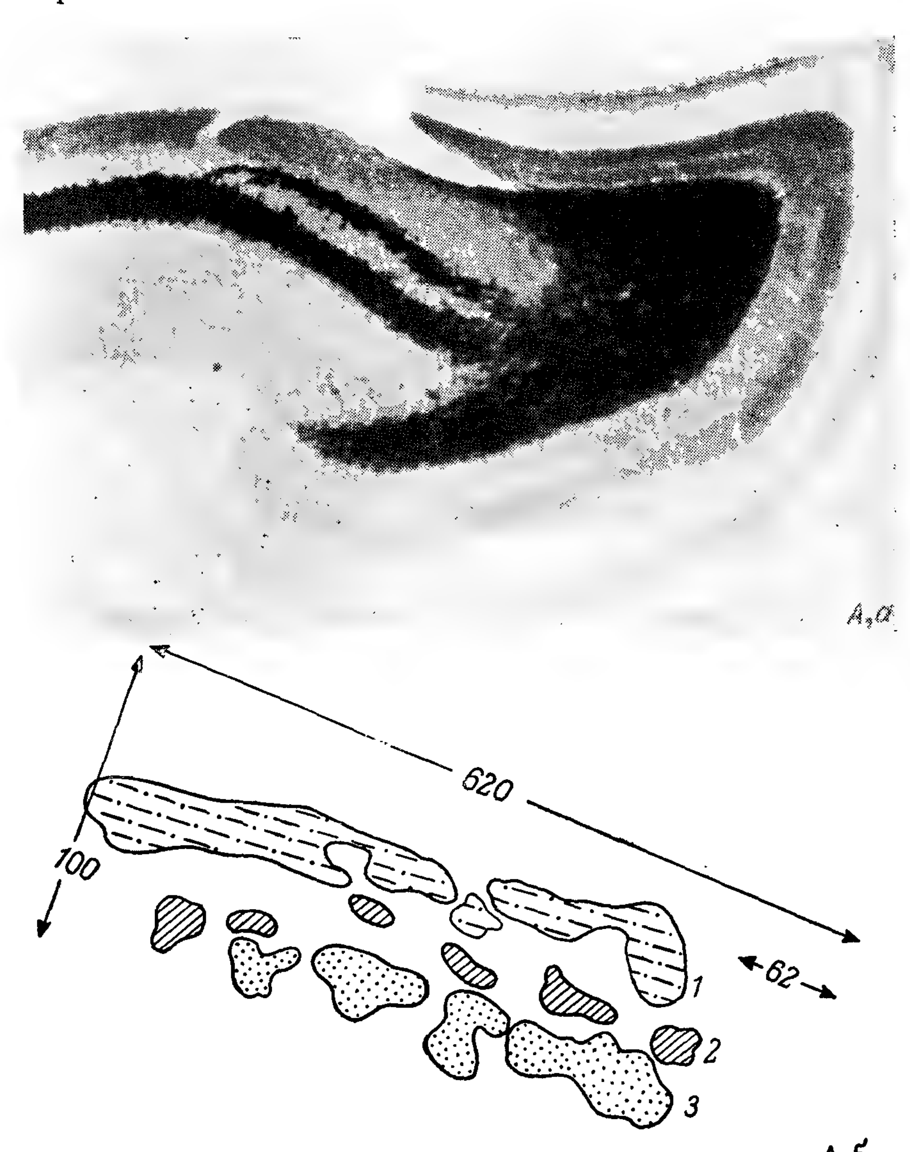


Рис. 11. Характер распределения терминалей мшистых волокон в полях CA_3 и CA_4 гиппокампа у крысы с высокой (*А*) и низкой (*Б*) способностью к образованию УРАИ (по: Дмитриева и др., 1983).

а — микрофотография мшистых волокон (метод Тимма); *б* — рисунок с того же препарата: *1* — супрапирамидная, *2* — интрапирамидная, *3* — инфрапирамидная зоны (размеры указаны в микрометрах).

Однако на настоящем этапе рассуждения о связи наблюдаемых анатомических особенностей с физиологией гиппокампа носят все же спекулятивный характер. В дальнейших исследованиях должно

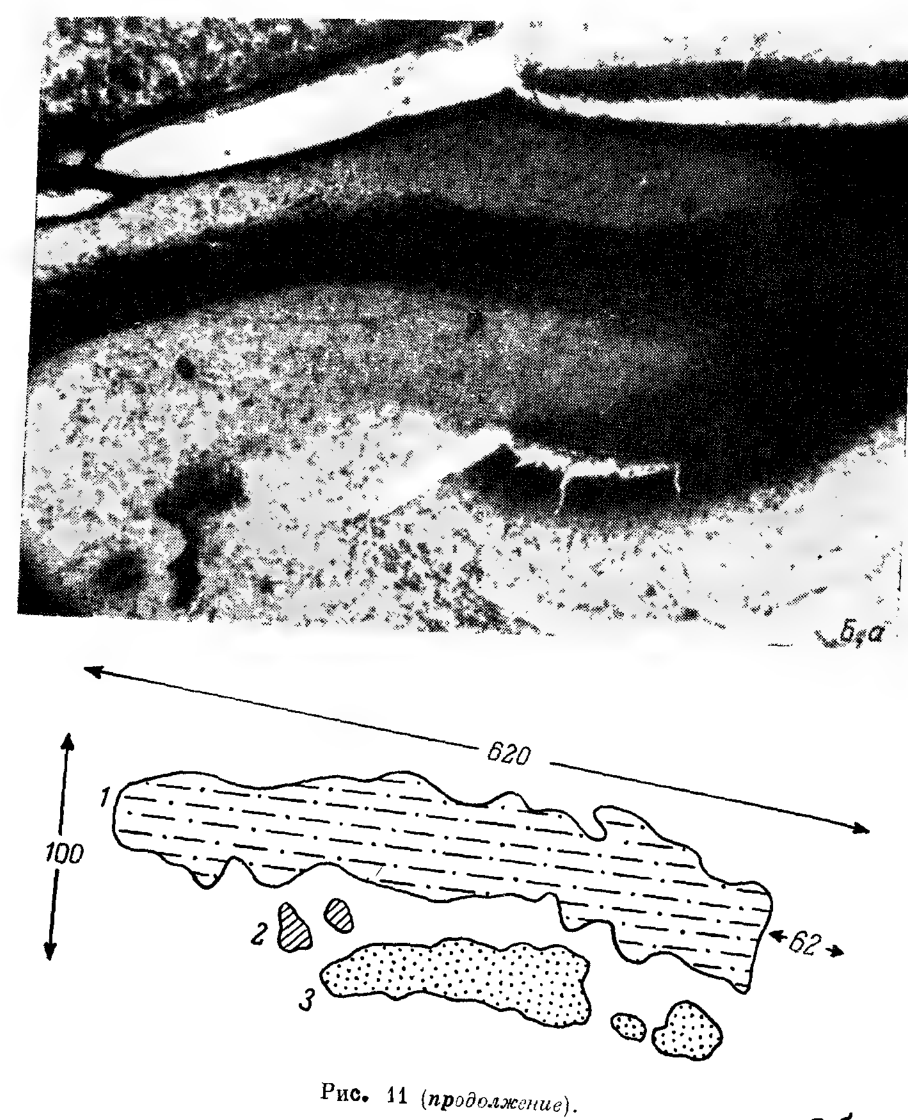


Рис. 11 (*продолжение*).

Б, б

быть выяснено, в какой мере наблюдаемые генетически детерминированные сдвиги на уровне анатомии мозга, коррелирующие со способностью к образованию условных рефлексов, связаны с уровнем функционирования гиппокампа и других структур, ответственных за разные стадии формирования условнорефлекторной

деятельности, с уровнем ДДП и каково участие в его наследственной детерминации гена, контролирующего порог возбудимости.

Уже сейчас можно высказать предположение, исходя из имеющихся в литературе данных, что функциональная активность гиппокампа, от наследственно детерминированного уровня которой в большой мере зависит способность к обучению, может зависеть от многих факторов. Об этом, в частности, говорят результаты селекции линий крыс по порогу нервно-мышечной возбудимости, которая привела к дивергенции этих линий и по способности к образованию условных рефлексов, и по ряду анатомических особенностей, отличных от наблюдаемых у линий ВЛ и НЛ. Так, по данным Н. И. Дмитриевой и соавторов (1983), Н. И. Дмитриевой и Ст. Гоццо (1985), селекция по порогу нервно-мышечной возбудимости привела к ряду морфологических изменений в структурах лимбической системы, что выразилось: 1) в увеличении общей ширины лимбической коры и толщины зрительной коры у крыс линии В по сравнению с крысами линии Н; 2) в увеличении диаметра и объемов клеток паравентрикулярного ядра гипоталамуса и латерального ядра амигдалы у крыс линии В по сравнению с крысами линии Н; 3) в увеличении числа глиальных элементов в своде у крыс линии В по сравнению с крысами линии Н. Таким образом, селекция по порогу нервно-мышечной возбудимости привела к дивергенции на уровне афферентных путей, идущих от заднего гипоталамуса, который является активирующей системой для всех лимбических образований. Значимые анатомические сдвиги, различающиеся по своему направлению у линий В и Н, были отмечены в форниксе — основном пути гиппокампа. Характер наблюдаемых анатомических изменений позволил авторам (Дмитриева и др., 1983; Дмитриева, Гоццо, 1985) высказать предположение об усилении функциональной значимости этих путей у линии В, обладающей большей скоростью образования УРАИ по сравнению с линией Н. Несмотря на разные «приводы» у высокообучающихся крыс из обеих селекционных программ (по способности к образованию УРАИ и по порогу нервно-мышечной возбудимости), имеется, как оказалось, одна общая анатомическая особенность — увеличенные по своим размерам пирамидные клетки поля CA_3 гиппокампа по сравнению с низкообучающимися животными (табл. 6). Размеры клеток, как указывалось выше, могут в какой-то мере служить показателем функциональной активности.

Таким образом, сопоставление анатомических особенностей четырех линий крыс из двух разных селекционных программ свидетельствует, по-видимому, о существовании разных возможностей, путей для достижения сходного результата, одного и того же конечного эффекта — уровня функционирования пирамидных клеток гиппокампа, играющего столь важную роль в осуществлении условнорефлекторной деятельности, особенно на ранних стадиях формирования условных рефлексов при разных подкрепляющих системах. Изменение объемов пирамидных нейронов гиппокампа может изменять функциональные свойства данной структуры:

большая поверхность нейрона способна принять больше афферентных импульсов, приходящих на тело клетки как извне, так и от интернейронов, расположенных в гиппокампе. Насколько это справедливо, должны показать дальнейшие исследования.

Анализ литературных и собственных данных привел к выделению еще одного фактора, могущего отразиться, видимо, на уровне функционирования анатомических образований мозга, именно числа нейронов. Так, были установлены линейные различия у мышей по числу нейронов в дорсальной и вентральной частях гиппокампа (Wimer et al., 1976). Сопоставление этих данных с данными, характеризующими уровень условнорефлекторной деятельности у мышей указанных линий, позволили нам установить

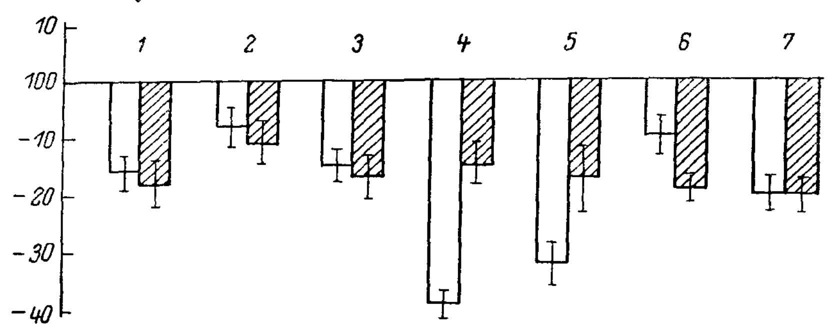


Рис. 12. Плотность расположения нейронов у животных с генетическим дефектом, выраженная в процентах к этому показателю у мышей с нормальным кариотипом (по: Гофман и др., 1980).

Светлые столбики — мыши с трисомией; *столбики со штриховой* — мыши с транслокацией по аутосоме T_6. *1* — латеральные коленчатые тела; *2* — II слой зрительной коры; *3* — V слой зрительной коры; *4* — поля CA_1 и CA_2 гиппокампа; *5* — поле CA_3 гиппокампа; *6* — II слой двигательной зоны коры; *7* — V слой двигательной зоны коры. Различия во всех случаях достоверны ($P < 0.05$).

между этими признаками положительную корреляцию. Данные Н. В. Поповой (1983) свидетельствуют о такой же по характеру корреляции между числом нейронных элементов в неокортексе и способностью к образованию пищевых и оборонительных условных рефлексов. К этим различиям привела селекция по весу мозга. О наличии такой же связи свидетельствуют данные М. А. Гофман и соавторов (1980), обнаруживших снижение плотности расположения нейронов в различных областях головного мозга у мышей с хромосомным дефектом (трисомией и транслокацией по аутосоме T_6), что коррелировало со снижением способности мышей к образованию УРАИ (рис. 12).

Можно думать, что разному числу нейронов соответствует также неодинаковое число нервных связей. Последнее может определять различный уровень функциональной активности определенных отделов ЦНС и способность к адаптации, к обучению.

Однако для окончательного выяснения причинно-следственных связей между изучаемыми поведенческим и анатомическими признаками, особенно в связи с функциональной значимостью послед-

них, требуются дополнительные исследования. В то же время высказанные гипотетические соображения о функциональной роли наблюдаемых на уровне анатомических особенностей сдвигов и наличие генетических моделей (линий животных, различающихся по способности к образованию условных рефлексов, по порогу возбудимости, по разного рода нейроанатомическим признакам и в первую очередь по характеру распределения мшистых волокон в гиппокампе) позволят сконцентрировать усилия исследователей на конкретных вопросах и, таким образом, привести к успешному их решению.

ГЕНОТИП, БИОХИМИЯ, УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Прежде чем перейти к изложению собственно экспериментального материала, посвященного анализу генетической зависимости между состоянием системы вторичных посредников (циклические нуклеотиды, кальций—калмодулин) и способностью к обучению, необходимо сделать небольшое отступление с тем, чтобы коротко осветить вопрос о биологической роли этих соединений.

Циклические нуклеотиды и их биологическая роль. В настоящее время за циклическим аденозинмонофосфатом (цАМФ) безоговорочно признается роль универсального клеточного регулятора, контролирующего разнообразные метаболические процессы как у про-, так и у эукариот. История открытия и последующего исследования цАМФ американским биохимиком Сатерландом подробно описана (Robinson et al., 1971), и годы, прошедшие с момента открытия, не только способствовали созданию концепции «вторичного мессенджера», но и широкому признанию ее в качестве хорошо доказанной основы наших представлений о механизмах регуляции внутриклеточных процессов. Суть внутриклеточного действия цАМФ сводится к опосредованию эффектов ряда нейромедиаторов и пептидных гормонов, выступающих по отношению к клеткам органа-мишени в качестве внешнего сигнала. Сигнал — первичный мессенджер, действуя на мембрану клетки, активирует связанный с мембраной фермент — аденилатциклазу (АЦ), которая катализирует образование из АТФ цАМФ — вторичного мессенджера. При этом происходит усиление внешнего сигнала и перевод его на универсальный клеточный язык — соответствующий уровень содержания цАМФ. При концентрации гормона, например в межклеточном пространстве, 10^{-10}—10^{-9} моль/л содержание цАМФ увеличивается от 10^{-7} до 10^{-6}—10^{-5} моль/л, т. е. происходит более чем 100-кратное усиление воздействующего на клетку внешнего сигнала. Циклический аденозинмонофосфат активирует особые ферменты — цАМФ-зависимые протеинкиназы, осуществляющие фосфорилирование тех эффекторных белков, которые в данной клетке и вызывают конкретную реакцию, характерную для того или иного гормона. Циклический аденозинмонофосфат определяет прохождение клеткой стадий клеточного цикла, нормальный или злокачественный рост клеток, их морфологию, подвижность, дифференцировку, участвует в регуляции

процесса синтеза белка и т. д. (Васильев и др., 1975; Камышев, 1981).

Первоначальные наблюдения, позволившие заметить, что уровень содержания цАМФ и активности ферментов его метаболизма гораздо выше в нервной ткани, чем в какой-либо другой, привели к интенсивному изучению участия цАМФ в функционировании нервной системы, и этому вопросу теперь уже посвящены не отдельные работы, а обширнейшие обзоры в многотомных руководствах по нейрохимии ЦНС (см., например: Handbook. . ., 1982, 1983). Детально изучен как нейромедиаторный аспект стимуляции образования цАМФ биогенными аминами, так и регуляторный аспект опосредования цАМФ функций самих нейромедиаторов: синтез и высвобождение медиаторов, их постсинаптические эффекты, регуляция численности рецепторов нейромедиаторов. Твердо установлено, что регуляция синтеза ключевых ферментов тех биохимических путей, которые ведут к синтезу нейромедиаторов, осуществляется при участии цАМФ. К их числу относятся: тирозингидроксилаза — основной фермент синтеза катехоламинов, дофамин-β-гидроксилаза, ацетилхолинэстераза и холинацетилтрансфераза, декарбоксилаза глутаминовой кислоты — фермент синтеза ГАМК, N-ацетилтрансфераза — фермент синтеза мелатонина. Высвобождение норадреналина, ацетилхолина нервным окончанием модулируется цАМФ в тесной зависимости от деполяризационных событий, способствующих захвату ионов кальция, которые необходимы для высвобождения нейромедиаторов из синаптических пузырьков. Таким образом, в нервных окончаниях осуществляется координированное функционирование цАМФ и ионов кальция, молекулярных посредников химической и электрической передачи нервных импульсов (Федоров и др., 1973; Микеладзе, 1983). Экспериментально доказано раннее предположение Гринларда (Greengard et al., 1972) о том, что и сама ионная проницаемость мембраны регулируется цАМФ-зависимым фосфорилированием: как быстрое изменение приводимости хемовозбудимых ионных каналов, которое ведет к генерации постсинаптического потенциала, так и медленное модулирующее влияние на электровозбудимые ионные каналы, которые опосредуют генерацию потенциала действия, осуществляются при участии системы цАМФ. Фосфорилирование белков может модулировать активность определенных ионных каналов, причем в разных клетках могут модифицироваться различные ионные каналы (Camardo, Siegelbaum, 1983; Levitan et al., 1983; Siegelbaum, Tsien, 1983).

Совершенно очевидно, что для осуществления таких многообразных функций содержание цАМФ в клетке должно быть подчинено тонкой и быстрой регуляции. Эта регуляция обеспечивается за счет сбалансированной работы ферментов синтеза и распада цАМФ — аденилатциклазы (АЦ) и фосфодиэстеразы (ФДЭ). Важная особенность катализируемых этими ферментами реакций состоит в их однонаправленности и практической необратимости. На уровне активности ФДЭ осуществляется взаимодействие двух

систем циклических нуклеотидов — цАМФ и цГМФ (циклический гуанозинмонофосфат). Последний, встречающийся в клетках в значительно меньших концентрациях, также выполняет роль вторичного посредника для тех гормонов и нейромедиаторов (например, ацетилхолина), которые не оказывают своего действия через систему цАМФ. Циклический гуанозинмонофосфат опосредует процессы, противоположные по направленности тем, что опосредуются цАМФ: в вышеприведенных примерах регуляции метаболизма нейромедиаторов в нервной системе участвует и цГМФ, осуществляя так называемую даун-регуляцию активности ферментов синтеза нейромедиаторов и высвобождения последних из нервных окончаний. Синтез цГМФ происходит под влиянием гуанилатциклазы, встречающейся как в мембрано-связанном, так и свободно-растворенном виде. Оба циклических нуклеотида оказывают свое действие при активировании собственных цАМФ- и цГМФ-зависимых протеинкиназ. Протеинкиназам нервной ткани свойственно находиться в мембрано-связанном виде, и более 50 % тотальной активности протеинкиназ клетки сосредоточено в мембране, где происходит фосфорилирование белков мембран нервных элементов. К настоящему времени выделено и охарактеризовано 9 таких белков — эндогенных субстратов цАМФ-зависимых протеинкиназ, однако функция их с достаточной полнотой понята только в двух случаях: это так называемые протеины I и II, связанные с мембранами большинства, если не всех, синаптических пузырьков. Протеин I встречается во всех изученных нервных тканях млекопитающих, и обоим протеинам приписывается важная функция в синаптической передаче. К числу эндогенных субстратов фосфорилирования относятся и белки, обслуживающие процессы транскрипции и трансляции. Большой спектр ядерных белков — РНК-полимеразы, гистоны и кислые белки — фосфорилируются обоими типами протеинкиназ. Показано участие протеинкиназ в регуляции трансляции: несколько рибосомальных пептидов 40-й субъединицы рибосом нервной ткани подвергаются фосфорилированию цАМФ-зависимыми протеинкиназами (Rodnight, 1983). В своем распределении по тканям млекопитающих цГМФ-зависимые протеинкиназы более ограничены и преимущественно обнаруживаются в мозжечке, тогда как у беспозвоночных они встречаются наравне с цАМФ-зависимыми протеинкиназами. Появление цГМФ-протеинкиназной активности в мозжечке совпадает с моментом формирования синапсов между клетками Пуркинье и тормозными нейронами. В отличие от цАМФ-протеинкиназ для цГМФ-протеинкиназ обнаружен только один эндогенный субстрат — белок, присутствующий только в мозжечке. Локализация как протеинкиназ, так и их субстрата в клетках Пуркинье заставляет предполагать, что эта система белкового фосфорилирования выполняет высокоспециализированную роль, связанную с функционированием именно этого типа нейронов.

Грингард (Greengard, 1978) склонен считать, что фосфорилирование является узловым моментом клеточной регуляции. Иссле-

дования его группы были направлены на проверку предположения о том, что фосфорилированные белки могут быть использованы клеткой как физиологические эффекторы для гораздо большего числа агентов, чем те, которые имеют своим посредником цАМФ или цГМФ. Полученные данные указывают на то, что на фосфорилирование специфических белков влияют стероидные гормоны, инсулин, кальций и такие агенты, как интерферон, гемин и свет. Кроме того, в некоторых случаях физиологический ответ в большей степени коррелирует с уровнем фосфорилирования, чем с уровнем цАМФ. В этом плане значительный интерес представляют стероидные гормоны, которые в принципе не нуждаются в услугах системы циклических нуклеотидов для опосредования своих эффектов, так как в отличие от пептидных гормонов имеют собственные рецепторы, в комплексе с которыми проникают не только внутрь клетки, но и в ядро, где связываются непосредственно с хроматином. Однако многие эффекты, вызываемые стероидными гормонами в клетках-мишенях, синергичны или антогонистичны эффектам гормонов, имеющих своим посредником цАМФ. Представители всех основных классов стероидов, включая минералкортикоиды, глюкокортикоиды, эстрогены и андрогены, воздействуют на систему фосфорилирования. В каждом случае введение соответствующего стероида влияет на аутофосфорилирование каталитической субъединицей регуляторной субъединицы цАМФ-зависимой протеинкиназы II. Этот эффект, специфичный для определенной ткани-мишени, вызывается низкими дозами стероидов, наблюдается в течение часа после введения гормона и связан с изменением активности цАМФ-зависимой протеинкиназы, поскольку аутофосфорилирование изменяет ее активность.

К числу вторичных посредников относят и кальций, на важную роль которого для запуска фосфорилирования указывал Грингард (Greengard, 1978), по праву отождествляя его с таким проявлением функционирования нервной системы, как электрическая импульсация. То, что деполяризация мембраны нервных элементов, сопровождаемая поступлением ионов кальция внутрь клетки, запускает процессы фосфорилирования, а сами ионы кальция могут быть рассматриваемы как внутриклеточные регуляторы, представлялось очевидным достаточно давно, однако молекулярный механизм действия кальция был понят лишь в последние годы в связи с раскрытием действия внутриклеточного белка — рецептора кальция — калмодулина. Калмодулин был обнаружен 15 лет назад как активатор фосфодиэстеразы (форма ФДЭ II) — фермента деградации цАМФ и цГМФ, зависимого в своей активности от кальция. Калмодулин очень широко распространен в природе и был обнаружен у всех клеток эукариотических организмов. К настоящему времени он не обнаружен только у прокариот. Калмодулин, изолированный из различных источников, чрезвычайно консервативен по своим биологическим, химическим и физическим свойствам. Удивительной особенностью калмодулина является отсутствие у него какой-либо ткане- или видоспецифичности, и его первичная

структура высококонсервативна на протяжении всей филогенетической лестницы: антисыворотка к калмодулину из мозга быка дает перекрестную реакцию с калмодулином из семян хлопчатника. Сам по себе калмодулин не активен, но приобретает активность по мере связывания с ионами кальция, для чего калмодулин из всех источников имеет четыре центра связывания. Предполагается, что калмодулин способен активировать любые ферменты, для которых показана потребность в ионах кальция, а также 10 эндогенных белков в ЦНС.

Таким образом, внутри клетки существует несколько уровней, на которых осуществляется взаимодействие систем вторичных посредников. Во-первых, калмодулин регулирует синтез и деградацию цАМФ. Поступление ионов кальция внутрь клетки через мембрану или же высвобождение мембранно-связанного кальция в ответ на нервный импульс позволяет регулировать активность АЦ и ФДЭ. Поскольку у последнего фермента активируется только та форма, которая гидролизует оба циклических нуклеотида, калмодулин с неизбежностью регулирует содержание и функции цГМФ. Во-вторых, большинство, если не все, эффекты цАМФ осуществляются через цАМФ-зависимые протеинкиназы. Функционирование же нервной системы тесно связано с метаболизмом и ионными токами кальция, биологическая активность которого осуществляется через калмодулин и кальций-калмодулинзависимые протеинкиназы. В-третьих, участие как цАМФ, так и кальция в процессах фосфорилирования создает тот уровень, на котором смыкается действие внутриклеточных и межклеточных посредников, к которым относятся стероидные гормоны. Таким образом, в системе фосфорилирования конвергируют и взаимодействуют такие важные факторы регуляции, как стероидные гормоны и вторичные посредники, представленные циклическими нуклеотидами. Вот почему можно говорить о «трех китах» внутриклеточной регуляции: циклических нуклеотидах, ионах кальция и стероидных гормонах. В довершении всего эти три фактора имеют и временну́ю комплементарность действия: время до возникновения ответа на гормональную стимуляцию и длительность ответа измеряются часами, а иногда и днями, время действия циклических нуклеотидов измеряется минутами и секундами, а эффекты кальция развиваются в диапазоне миллисекунд. Таким образом, эти три фкатора регуляции дополняют друг друга не только в отношении того расстояния, на которое переносится сигнал, но и в отношении времени ответа и длительности действия.

Участие вторичных посредников в явлениях обучения. Установление важности циклических нуклеотидов для функционирования нервной системы явилось побудительным толчком для начала выяснения их роли в поведении и обучении. Изучение роли цАМФ в поведении большого числа видов животных осуществлялось в основном фармакологическими методами при введении недеградируемого производного дибутирил-цАМФ в желудочки мозга, что у большинства видов вызывало увеличение двигательной актив-

ности и исследовательской активности. Однако поведенческий эффект во многом зависит от зоны мозга: введение в гипоталамус или мозжечок приводит к засыпанию, а не к увеличению активности, введение в амигдалу — к конвульсиям. При этом было замечено, что вызываемые эффекты сильно зависят от генотипа — разные линии мышей реагируют различными проявлениями поведения на одни и те же инъекции в одни и те же районы мозга (Bonnet, 1982; Микеладзе, 1983). Представление о важности системы цАМФ для процессов обучения было получено в последние годы благодаря интенсивному изучению беспозвоночных, в частности аплизии, поскольку у этого объекта возможно контролировать физиологические процессы, протекающие в каждом из малочисленных и хорошо различимых нейронах одной рефлекторной дуги. Кэнделом (Kandel, 1980) было показано участие цАМФ в гомо- и гетеросинаптической потенциации, а в связи с этим как в механизмах осуществления простых форм обучения (привыкание и сенситизация), так и в элементарном ассоциативном акте обучения — условном рефлексе.

Вычленение нейрохимических коррелятов какого-либо поведенческого процесса, демонстрация необходимости какого-либо фактора нейрохимии для протекания данного процесса не всегда равнозначна доказательству его достаточности. Пожалуй, первым генетическим исследованием роли эндогенного цАМФ в процессах условнорефлекторного обучения у мышей стала работа Саттина (Sattin, 1975). Автор обнаружил, что линии мышей C57BL, DBA и SEC различаются по уровню синтезированного в коре мозга цАМФ в ответ на стимуляцию норадреналином и аденозином, в последнем случае увеличение содержания цАМФ у мышей линий DBA и SEC в два раза превосходило таковое у мышей линии C57BL. Результаты анализа гибридов F_1 указывали на доминирование так называемого фактора низкого аккумулирования цАМФ в скрещиваниях C57BL×DBA и на рецессивность в скрещивании C57BL×SEC, что коррелировало с характером наследования низкой способности к обучению при тех же скрещиваниях. Как выяснилось, пониженное содержание цАМФ у мышей линии C57BL и гибридов C57BL×DBA обусловлено повышенной активностью ФДЭ (на 50 % большей, чем у мышей линии DBA), причем той ее формы, которая способна к гидролизу как цАМФ, так и цГМФ и чувствительна к каль ю. Как мы теперь знаем, это калмодулин-активируемая форма, а поскольку содержание цАМФ отличалось у линии C57BL от такового у других линий именно в ответ на стимуляцию, что могло бы указывать на нарушения работы АЦ, то нельзя ли предположить, что линия C57BL имеет изменения функционирования ферментов метаболизма цАМФ в силу не двух, а одного генетически обусловленного дефекта — изменения функционирования калмодулина. Во всяком случае это было первое генетическое исследование, которое в какой-то мере удовлетворяло критериям необходимости и достаточности при определении участия нейрохимического фактора в обучении. Для того чтобы про-

демонстрировать необходимость и достаточность системы цАМФ для успешности обучения, требуется не фармакологическое исследование, при котором введение интересующего метаболита может оказывать вторичные и косвенные влияния на изучаемый процесс, а генетическое, когда используется мутационный анализ. Для этого содержание интересующего метаболита должно быть изменено в результате мутации одного гена, и тогда только один этот фактор может влиять на способность к обучению, причем в центральном, а не эфферентном или афферентном звене, либо должна быть получена коллекция мутантных организмов с центральными нарушениями способности к обучению, и последующий анализ может выявить, что в каждом случае изменение обучения проистекает из мутационного дефекта какого-либо компонента метаболизма цАМФ. Если оба подхода только мутационного анализа дадут результаты, совпадающие с предсказанием, то можно считать необходимым и достаточным участие этого вторичного посредника в обеспечении нормального обучения. Как ни непривычно звучит при первом восприятии это утверждение, однако история исследования обучения у дрозофилы с применением обоих мутационных подходов не оставляет места для признания ключевой роли в обучении за каким-либо иным нейрохимическим фактором, нежели система цАМФ. Впрочем, удивляться этому не приходится, если вспомнить ранее изложенные факты, свидетельствующие о полифункциональных свойствах системы калмодулин—циклические нуклеотиды, о влиянии их на активность ферментов метаболизма нейромедиаторов и работу синапсов и др.

Начало было положено группой Бензера (см.: Hall, 1982) при разработке методики оборонительного условнорефлекторного обучения на ольфакторный раздражитель и выделения первого мутанта *dunce*, неспособного к обучению не из-за дефектов рецепции или локомиции, а из-за нарушения в ассоциативных отделах ЦНС. Поиск конкретного биохимического дефекта был осложнен, ибо на первый взгляд анализу должны бы были подвергаться все известные медиаторные системы трудоемким методом перебора. Второй подход для решения той же проблемы был альтернативным — для изучения участия системы цАМФ в обучении Е. В. Савватеевой и Н. Г. Камышевым была получена коллекция температурочувствительных мутаций по первой хромосоме дрозофилы, нарушающих активность АЦ и ФДЭ (Савватеева, Камышев, 1981; Савватеева и др., 1985). При использовании той же методики обучения было обнаружено, что только один из двух мутантов с увеличенной активностью АЦ способен при 29 °С обучаться лучше, чем дикий тип, а из мутантов с измененной активностью ФДЭ только тот мутант, который имеет увеличение активности этого фермента, демонстрирует отклонения от нормальной способности к обучению: при нормальной температуре 22 °С он обучался лучше, чем дикий тип, а при повышении температуры до 29 °С был не способен к обучению (рис. 13). Специальный анализ показал, что нарушения обучения являются следствием не нарушения локомо-

ции или рецепции, а изменения функционирования высших отделов ЦНС, и позволил прийти к выводу, что успешность обучения связана с повышением активности АЦ в дофаминергических структурах мозга, а неспособность к обучению — с повышенной активностью ФДЭ, способной гидролизовать как цАМФ, так и цГМФ (а таковы были свойства ФДЭ у нашего мутанта), опосредующего эффекты ацетилхолина — основного нейромедиатора мозга насекомых.

Тем временем независимое исследование группы Кигера (Kiger, 1977 — см.: Hall, 1982), пытавшейся с использованием метода сегментной анеуплоидии найти ген для ФДЭ, привело к обнаружению гена, расположенного в сегменте 3Д4 первой хромосомы дрозофилы и кодирующего термолабильную форму ФДЭ — ФДЭ

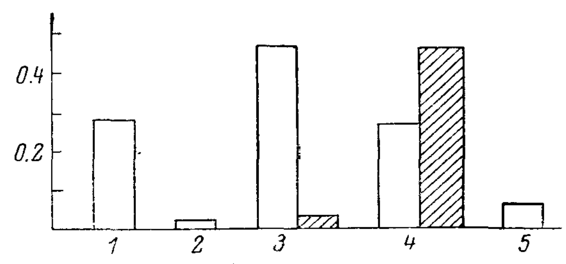


Рис. 13. Выработка условного оборонительного рефлекса на ольфакторный раздражитель у температурочувствительных мутантов дрозофилы с измененным метаболизмом цАМФ при двух температурах (по: Савватеева и др., 1985).

По оси ординат — индекс обучения, усл. ед.; *по оси абсцисс*: *1* — дикий тип дрозофилы Kanton-S, *2* – мутант *dunce*, *3* — мутант *agnostic*^{ts3}, *4* — мутант *agnostic*^{ts6}, *5* — мутант *agnostic*^{X1}. *Светлые столбики* – при температуре 22 °С, *столбики с косой штриховкой* –при температуре 29 °С.

II — со строгой субстратной специфичностью к цАМФ. Близость локализации этого гена на цитогенетической карте месту локализации на генетической карте гена *dunce*, нарушающего обучение, побудило группу Бензера (см.: Hall, 1982) определить активность ФДЭ у этого мутанта, которая оказалась сильно сниженной. Таким образом, причина неуспешности обучения — перепроизводство цАМФ из-за снижения активности ФДЭ — оказалась установленной сразу же, без последовательного перебора всех прочих возможностей, а ген, кодирующий ФДЭ, получил название *dunce*. Было показано далее, что *dunce* влияет на обучение уже на личиночной стадии развития дрозофилы. То, что эти эффекты связаны именно с дефицитом ФДЭ, было подтверждено и в опытах с созданием фенокопии мутации *dunce* — инъекцией мухам дикого типа кофеина, ингибирующего ФДЭ (Hall, 1982).

Параллельный биохимический анализ температурочувствительного мутанта с повышенной активностью ФДЭ, «гениального» при 22 °С и «тупого» при 29 °С, показал, что мутант обладает следующими свойствами: 1) активность его АЦ выше, чем у нормальных мух, при 22 °С и возрастает при 29 °С; 2) активность ФДЭ I, гидролизующей как цАМФ, так и цГМФ, термостабильной и по-

тому дифференциально выявляемой в проинкубированных при 55 °С гомогенатах, выше, чем у нормальных мух; 3) прокипяченные экстракты мутантных мух, лишенные активности ФДЭ, вызывают 6-кратную активацию ФДЭ I нормальных мух, а это вместе взятое указывает на то, что данная мутация затрагивает калмодулин, который стабилен при кипячении и способен активировать как АЦ, так и ФДЭ I. Применение хелатирующего агента — этиленгликольтетра-ацетата, который связывает кальций и лишает таким образом калмодулин его биологической активности (что служит широко употребляемым способом для демонстрации калмодулин-активируемых реакций), в опытах Е. В. Савватеевой оказалось успешным только в гомогенатах нормальных мух, а действие его на гомогенат мутантов указывало на то, что повышенная биологическая активность мутантного калмодулина обусловлена его повышенной способностью связывать кальций. Тот же мутант, который демонстрировал повышение способности к обучению при 29 °С и имел повышенную активность предположительно дофаминчувствительной АЦ (мутант терял способность к развитию на средах с ингибиторами дофаминчувствительной АЦ), оказался, по данным Е. В. Савватеевой и соавторов (1985), также дефектным и по калмодулину: функциональный тест на аллелизм обеих мутаций показал, что они являются аллелями одного и того же гена и сам этот ген, для которого было обнаружено еще два аллеля, один из которых нарушал способность к обучению, получил название *agnostic*.

Продолженный коллегами Бензера (см.: Hall, 1982) биохимический анализ еще одного выделенного ими мутанта *rutabaga* с неспособностью к обучению показал, что этот мутант дефектен по кальцийчувствительной АЦ. Далее были выделены аллели *dunce*, *cabbage* и *amnesiac*, дефектные по обучению и имевшие при этом более высокий, чем мухи дикого типа, уровень АЦ в головном мозге (при нормальной активности АЦ в грудном и брюшном отделах нервной цепочки). Совмещение двух мутаций в одном и том же генотипе дрозофилы, одна из которых увеличивает, а другая снижает активность АЦ, приводит к нормализации в содержании цАМФ и условнорефлекторной деятельности у такого «двойного» мутанта. Эти данные четко свидетельствуют о том, что для успешного обучения нужен оптимальный уровень цАМФ (Hall, 1982).

Таким образом, оба альтернативных подхода при мутационном анализе обучения у дрозофилы выявили, что именно система цАМФ—АЦ, ФДЭ, калмодулин определяют успешность обучения.

Этот вывод нельзя рассматривать как частный и специфичный только для данного вида животных, поскольку гены, кодирующие эти соединения, скорей всего являются гомологичными. Более того, как можно было заключить из экскурса в область биологической роли вторичных посредников, они действительно являются универсальными и значимыми для животных всех филогенетических уровней. Обобщая богатый материал по тонкому нейрофизиологическому исследованию механизмов образования памятного следа

как компонента условно рефлекторного обучения у млекопитающих, Экклс (Eccles, 1983) разработал общую модель памяти, в которой основную роль отвел калмодулину, обеспечивающему возникновение длительной потенциации в нейронах гиппокампа.

Как можно заключить из всех приведенных выше сведений, следующим логическим шагом, который может собрать воедино многие нити исследований в области генетики ВНД млекопитающих, должно быть изучение обусловленной генотипом связи между уровнем функционирования системы вторичных посредников, ФАНС и конкретно порога ее возбудимости, способности к возникновению ДДП в нейронах гиппокампа и коры больших полушарий головного мозга, характером распределения мшистых волокон в полях CA_3 и CA_4 гиппокампа и способностью к образованию условных рефлексов. Необходимые для решения указанных вопросов генетические модели существуют — линии крыс, о которых было много написано выше (В и Н, ВЛ и НЛ и др.).

Особого внимания заслуживают линии мышей, несущие аллели гена *Exn*. По сведениям, приведенным выше, этот ген проявляет свое действие на разных уровнях функционирования нервной системы, влияя на порог нервно-мышечной возбудимости, способность к образованию УРАИ, на содержание серотонина в плазме крови и норадреналина в гипоталамусе. Последнее обстоятельство, как отмечено ранее, дало основание высказать предположение о действии гена на какой-то третий фактор, могущий изменять уровень содержания этих двух нейроактивных соединений. Теперь мы можем предположить, что таким фактором является либо цАМФ, могущий оказывать влияние на уровень содержания многих нейромедиаторов, либо калмодулин. Насколько справедливы эти предположения, покажет будущее. Пока же можно привести результаты исследований Е. В. Савватеевой и Н. Г. Камышевой (1981) порога возбудимости кожно-мускульного мешка предкуколки температурочувствительных мутантов дрозофилы с измененным метаболизмом цАМФ. Эти исследования показали, что порог возбудимости при действии длительных электрических импульсов опосредуется через систему АЦ—цАМФ и увеличение возбудимости происходит при увеличении содержания цАМФ.

Совпадение теоретически ожидаемых и полученных в эксперименте результатов позволит далее ответить на вопрос, который напрашивается всей логикой проведенных уже исследований: не является ли именно система вторичных посредников теми гипотетическими механизмами, которые обусловливают множественность эффекта генов, контролирующих порог возбудимости и определяющих большой спектр изменчивости как на поведенческом (условнорефлекторная деятельность), так и на физиологическом уровне признаков, характеризующих разные стороны процесса возбуждения (силу, степень генерализации и т. д.), объединяемых понятием ФАНС? Те сведения, которые были приведены здесь по биологической значимости вторичных посредников, и факты, свидетельствующие о генетически детерминированной связи между уровнем их

функционирования, ФАНС и способностью к образованию условных рефлексов, делают это предположение весьма вероятным. Дело за будущими исследованиями.

ГИПОТЕЗА НЕЙРОЭНДОКРИННОЙ РЕГУЛЯЦИИ РЕАЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

Теперь необходимо осветить вопрос о том, как среда взаимодействует с генотипом, чтобы дать общий «сплав» в виде поведенческого фенотипа. Но прежде следует сделать отступление и в нескольких словах остановиться на проблеме взаимодействия генотипа и среды в самом общем плане. Каждому, кто знаком с основами генетики, ясно, что при развитии любого признака, в том числе и поведенческого, генотип и среда непрерывно взаимодействуют и четко отчленить генетическую компоненту от средовой в детерминации поведения невозможно. «Реализация генотипа изменчива и протекает приспособительно к конкретным факторам среды. Свойство данного генотипа обеспечивать в определенных пределах изменчивость в онтогенезе в зависимости от меняющихся условий среды называют нормой реакции» (Лобашев, 1967, с. 574). Пределы, в которых можно (и нужно) варьировать условия среды для измерения нормы реакции того или иного признака, определяются пределами, при которых еще нет летального исхода. Естественно, что все мыслимое разнообразие таких комбинаций значений различных параметров среды бесконечно велико, и поэтому определить полную норму реакции на все многообразие условий среды практически невозможно. Понятие «норма реакции», взятое в отношении сразу ко всем возможным условиям среды как целому, является, следовательно, абстракцией, единственная польза которой состоит в утверждении, что наследуется не признак, а его норма реакции. К сожалению, об этом утверждении часто забывают, что приводит к путанице в представлениях об отношении среды и наследственности. Любое конкретное поведение реализуется, таким образом, в пределах генетически детерминированной нормы реакции, но конкретная его реализация зависит от условий среды. Если конкретизировать представление о норме реакции и рассматривать ее в отношении какого-либо определенного фактора среды или сузить рассматриваемые пределы варьирования условий среды в целом, ограничив его реально возможными условиями естественного местообитания данного биологического вида, то мы сможем сравнить нормы реакции (в одном из узких смыслов) для различных форм поведения. При этом окажется, что одни из форм поведения данного вида животных обладают узкой, а другие широкой нормой реакции, что связано главным образом с их полигенной детерминацией, а поскольку действие каждого гена в той или иной степени зависит от условий среды, то в результате получается значительное усиление средовых эффектов.

Пытаясь понять механизмы реализации наследственной информации в отношении поведенческих признаков, В. В. Пономаренко

предложила более 15 лет назад гипотезу нейроэндокринной регуляции процесса реализации генетической информации. Эта гипотеза была достаточно широко освещена в литературе (Пономаренко, 1970, 1975; Актуальные . . ., 1975; Лопатина и др., 1975; Физиологическая. . ., 1976), и здесь мы остановимся на ней лишь в той мере, какая необходима для ее насыщения фактами, полученными за период, прошедший с 1970 года по настоящее время.

В своей гипотезе В. В. Пономаренко исходила из положения, что регуляция активности генов не только присуща процессу развития организма, но и играет важную роль в повседневной жизнедеятельности организма и в его адаптации к окружающей среде. Именно этот адаптационный аспект регуляции активности генов представляет наибольший интерес при исследовании физиологии поведения животных. При этом возникает вопрос: какие механизмы используются для приведения сигналов внешней среды в соприкосновение с организменными факторами регуляции работы генов и для включения этих средовых сигналов в регуляцию работы генов?

Представление о системном контроле генетических и цитогенетических процессов было высказано М. Е. Лобашевым в 1947 году. Будучи развитым в работах М. Е. Лобашева и его учеников, оно и послужило формированию концепции, согласно которой каждый генетический и цитогенетический процесс находится под контролем ряда соподчиненных систем, начиная от систем генотипа клетки, в которой этот процесс происходит, далее систем ядра, клетки, ткани, органа и, наконец, организма. Каждая из этих систем реагирует на внешние по отношению к ней факторы как целое. В результате такого контроля протекание различных генетических процессов в разных клетках организма в меру созданных в эволюции механизмов оказывается адаптивным по отношению к внешней среде и коадаптивным для разных клеток организма. Ведущее место в адаптации и коадаптации занимает нейроэндокринная система.

В настоящее время можно считать доказанным, что постоянная импульсация необходима для упорядоченного синтеза белков и для поддержания динамического постоянства структурно-химической организации клеток организма (Лопатина и др., 1982). Нервная система необходима для обеспечения реактивности клеток организма к действию факторов клеточного и центрального регулирования обмена, что, вероятно, и является важной, а может быть, и важнейшей стороной адаптационно-трофической функции нервной системы.

Одной из существенных функций нервной системы является регуляция активности генетического аппарата по принципу обратной связи в соответствии с текущими нуждами организма, влиянием среды и индивидуального опыта.

Доказательством того, что индивидуальный опыт может быть фактором воздействия на протекание генетических и цитогенетических процессов, является работа Р. И. Цапыгиной (см.: Лоба-

шев и др., 1973). Она вырабатывала у мышей оборонительный условный рефлекс на световой сигнал, подкрепляемый электрическим током. Последний, будучи поданным изолированно от условного сигнала, вызывал уменьшение частоты митозов и частоты индуцированных рентгеновским облучением хромосомных аберраций в роговице глаза. После выработки условного рефлекса изолированное действие условного раздражителя вызывало изменения митотического индекса, аналогичное действию тока. Дифференцировочный раздражитель не влиял ни на частоту митозов, ни на частоту хромосомных аберраций.

Являясь по сути дела развитием и распространением на генетический аппарат клетки теории кортикальной регуляции функций И. П. Павлова и К. М. Быкова, эта концепция предполагает существование на молекулярном уровне общих механизмов, которые используются как для регуляции активности нервной системы, так и для регуляторных воздействий на хромосомный аппарат. Изложенные выше факты относительно системы вторичных посредников и стероидных гормонов позволяют предположить, что именно эти факторы регуляции представляют собой интеграцию функций нервной и эндокринной систем на молекулярном уровне.

Данные об участии вторичных посредников в регуляции трансляции были приведены выше при рассмотрении их функции в нервной ткани. Существуют доказательства участия цАМФ и в регуляции транскрипции у эукариот (Spruill et al., 1978). В связи с этим у высших эукариот описаны способы транслокации каталитической субъединицы цАМФ-зависимой протеинкиназы в ядро для фосфорилирования белков хроматина и связывание с хроматином цГМФ-белкового комплекса в местах наибольшей транскрипционной активности.

Однако транскрипцией, процессингом, трансляцией не исчерпываются проявления активности генетического аппарата у эукариот, и одним из важнейших проявлений ее является рекомбинация генов, или кроссинговер. Изучение этого лабильного процесса, чувствительного к изменениям факторов внешней (температура, радиация) и внутренней среды (генотип, возраст, пол, баланс ионов кальция), открывает возможность понимания того, каким образом осуществляется адаптация на уровне популяции к изменяющимся условиям ее существования. Во многом этому способствовала бы демонстрация влияния на рекомбинацию вторичных посредников.

В плане обсуждаемой концепции системного контроля наибольшую доказательную ценность имело бы установление влияния на кроссинговер тех генов, которые изменяют функционирование системы цАМФ и при этом влияют на обучение. Поскольку дрозофила является объектом, счастливо сочетающим в себе возможность изучения кроссинговера и наличие необходимых мутантов, дальнейшее изложение будет касаться только этого объекта, у которого С. Е. Корочкина и соавторы (1985) проводили изучение влияния на кроссинговер аллелей гена *agnostic*. При подходе к решению про-

блемы регуляции кроссинговера мы сталкиваемся с несколькими допустимыми уровнями регуляции: 1) аллели гена *agnostic*, контролирующего калмодулин, могут изменять содержание цАМФ и тем влиять на общую регуляцию функций ферментов рекомбинации; 2) в силу того, что калмодулин активирует кальцийзависимые ферменты, возможна избирательная активация или модуляция тех ферментов рекомбинации, которые являются кальцийзависимыми, и изменение частоты рекомбинации (которая, как известно, чувствительна к концентрации ионов кальция); 3) в силу того, что сам калмодулин и кодирующий его ген соответственно обладают высокой внутренней гомологией, т. е. его четыре домена могли возникнуть в результате последовательных дупликаций, регуляция частоты кроссинговера может осуществляться за счет собственно структурных взаимоотношений на хромосомном уровне — изменения коньюгации внутри последовательных дупликаций и осуществления кроссинговера как между гомологами, так и внутри одного гомолога.

Реализация первой возможности была обнаружена при изучении рекомбинации по второй хромосоме у выделенных из природной популяции аллельных вариантов гена $agnostic^{x1}$ и $agonostic^{x2}$, обладающих соответственно низким и высоким содержанием цАМФ (Савватеева, Камышев, 1981), скоростью впадения в эфирный наркоз, двигательной активностью (Лопатина и др., 1975) и способностью к обучению (Савватеева, Камышев, 1981). Спонтанная частота кроссинговера оказалась сниженной у линии x1, температурное воздействие в четко ограниченный период овогенеза — предмейотический синтез ДНК — увеличивало частоту кроссинговера только у этой линии с низким содержанием цАМФ, при развитии гонад этой линии в организме другого генотипа частота спонтанного и индуцированного кроссинговера оставалась неизменной, что свидетельствует о том, что цАМФ регулирует процессы, протекающие собственно в гонадах, по-видимому, влияя на координацию активности ферментов рекомбинации.

Изучение влияния на рекомбинацию температурочувствительного аллеля гена $agnostic^{ts3}$ («гениального» при 22 °С и «тупого» при 29 °С) показало, что он не изменяет частоту рекомбинации в другой хромосоме, как $agnostic^{x1}$, а приводит в месте собственной локализации в первой хромосоме к расширению карты за счет увеличения частоты двойных обменов и к генерации нереципрокных обменов — преимущественному преобладанию родительского и кроссоверных классов, несущих этот аллель. Таким образом, наблюдалась реализация третьей из вышеперечисленных возможностей. Само по себе обнаружение того, что ген *agnostic*, контролирующий функцию калмодулина, аллели которого по-разному влияют на активность ферментов метаболизма цАМФ и обеспечивают разную успешность обучения — повышенную, нормальную и крайне низкую, и в то же время оказывают влияние на регуляцию частоты кроссинговера, является хорошим доказательством (особенно ценным в силу того, что оно получено на модели одного гена)

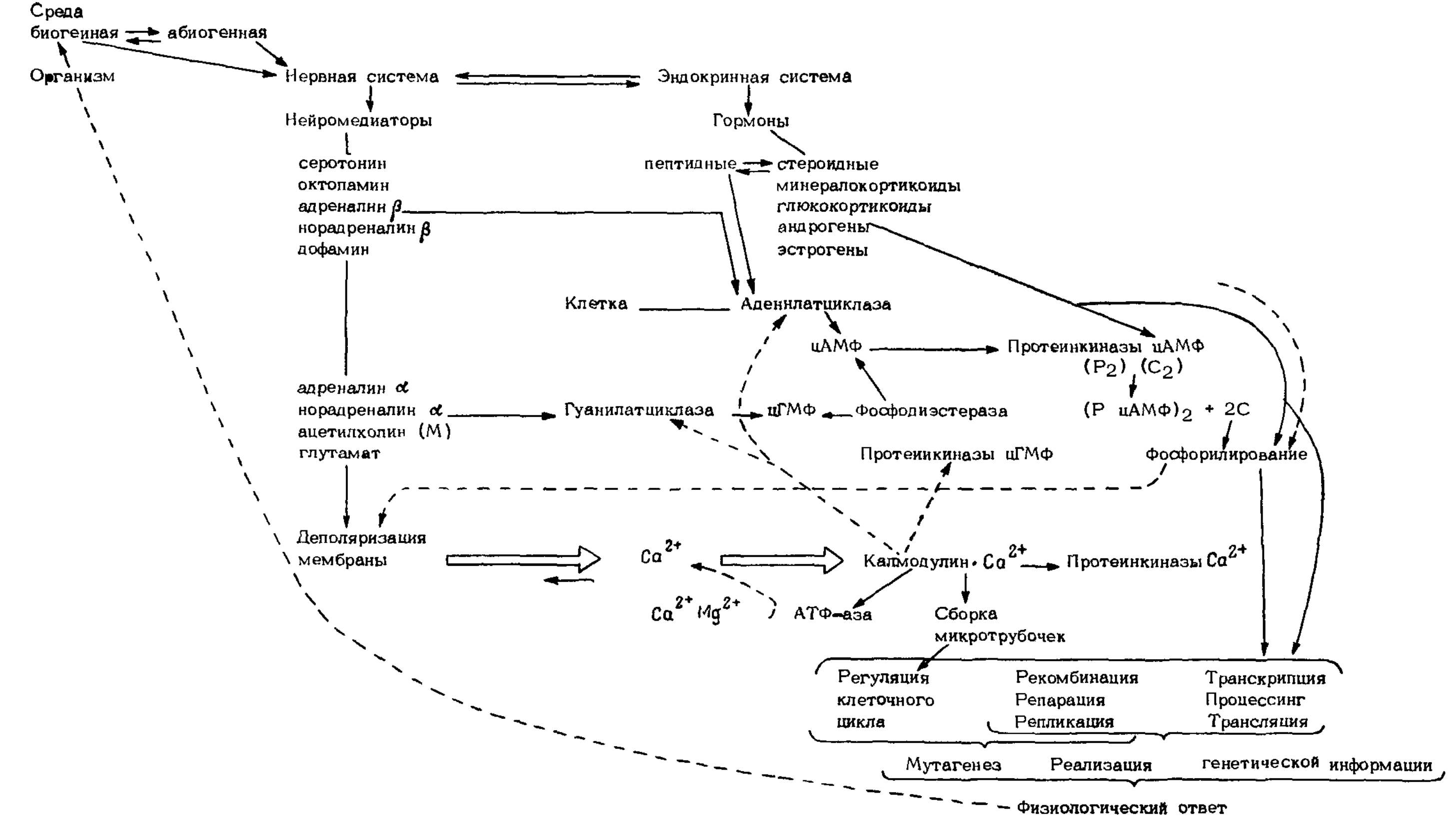


Рис. 14. Схема взаимных влияний — прямых от гена к поведению (*сплошные линии*) и обратных (*прерывистые линии*) — со стороны нейроэндокринной системы на реализацию действия гена.

ключевой позиции, которую занимает система калмодулин—циклические нуклеотиды, как в регуляции ФАНС, так и в обратном влиянии со стороны последней на активность генетических и цитогенетических процессов, осуществляемой в соответствие с текущими нуждами организма, условиями среды и индивидуального опыта.

Детали прямых и обратных влияний, осуществляемых на уровне среды, организма, органа, клетки, представлены на схеме (рис. 14). Здесь видно уже реальное, а не гипотетическое существование факторов регуляции генетических процессов, и на основе вышеприведенных данных можно утверждать, что в инициации транскрипции — основного проявления действия гена, в регуляции трансляции — процесса синтеза белка, участвуют ядерные белки, фосфорилирование которых осуществляется при посредстве цАМФ-, цГМФ-, кальцийзависимых протеинкиназ и стероидных гормонов. Регуляция таких процессов, как репликация, репарация и рекомбинация, обслуживаемых, как известно, одними и теми же или сходными ферментами, часть из которых кальцийзависимая, может осуществляться при участии калмодулина.

Так, гипотеза В. В. Пономаренко получила достаточные доказательства и детализирована таким образом, что можно говорить о существовании стройной теории, вскрывающей механизмы взаимодействия генотипа и среды при формировании поведенческих признаков.

В организации активности генома клеток функцию «ведущего» приобрела нервная система, адаптирующая эту активность к текущим нуждам организма в соответствии с экстренными требованиями среды. Нервная активность, вызванная средовыми воздействиями, становится существенным эпигенетическим фактором, участвующим в формировании самой нервной системы, накладывая на «канву» нервной сети, степень флюктуации (норма реакции) которой генетически детерминирована, четкий рисунок. Возможность регуляции активности генов в нервной системе возрастает в эволюции за счет увеличения как числа нейрональных и гормональных звеньев этой регуляции, так и каналов онтогенетического влияния на эти звенья, включая индивидуальный и социальный опыт. В связи с этим гибкость поведения («независимость» от генотипа) прогрессивно увеличивается.

На определенном этапе филогенеза появляется дополнительная форма передачи и закрепления в поколениях индивидуального опыта (у человека — знаний, культуры) — функциональная (так называемая сигнальная наследственность), значительно более динамичная, чем генеративная (собственно наследственность), осуществляющаяся через репродукцию клеточных структур при половом размножении (Лобашев, 1961). Это обстоятельство позволяет понять наблюдаемое в эволюции нарушение синхронности темпов усложнения генома и структуры и функции головного мозга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой главе мы намеренно остановились на рассмотрении лишь узкого круга вопросов, но таких, которые мы считаем наиболее принципиальными, важными, можно сказать — узловыми для понимания генетических основ способности к обучению — образованию условных рефлексов. Мы намеренно ограничили свой выбор генетикой лишь одной формы обучения — условным рефлексом и рассмотрением тех моделей, в которых анализ связи нейрофизиологии, нейрохимии и нейроморфологии с обучением доведен до конца. Выбор фактического материала тоже был намеренно тенденциозным: нам хотелось не множить перечисления примеров изучения отдельных форм обучения животных или решения ими конкретных и частных задач, которые, как правило, не прибавляют ничего нового к знанию о том, что способность к обучению генетически детерминирована, а наоборот, привести только те генетико-поведенческие работы, которые оказались наиболее информативными в плане прояснения представлений о механизмах обучения. Поэтому мы рассматривали те случаи применения генетических методов к исследованию ВНД, плодотворность которых проистекала из хороших теоретических обоснований или интуитивных прозрений, предшествовавших постановке конкретных экспериментов. Нам хотелось дать представление о развитии теорий и концепций от И. П. Павлова до наших дней и показать то, как умозрительные и описательные термины этих теорий и концепций по мере развития смежных областей науки — биохимии, физиологии, генетики — становились строго конкретными и концептуальный костяк теорий обрастал живой плотью доказательств и фактов.

Путь от павловских представлений о типах ВНД и их классификации по силе возбудительного процесса к формированию представлений о возбудимости как основном, универсальном и фундаментальном проявлении функций нервной системы и общности (гомологичности) генов, ее детерминирующих у животных различных филогенетических уровней, был пройден в несколько этапов. На первом этапе была показана важность генотипически детерминированного свойства нервной системы — порога возбудимости — для обучения, далее было выяснено, что гены, определяющие пороги нервно-мышечной возбудимости и успешность обучения, локализуются в одном и том же сайте, а поиск биохимических коррелятов обучения привел к выяснению важности системы цАМФ—калмодулин в поддержании соответствующего уровня возбудимости и в обеспечении успешности обучения и к выявлению конкретных генов метаболизма цАМФ. Анализ нейроморфологических особенностей привел к обнаружению триединства свойств, определяющих успешность обучения: морфология и строение проводящих путей гиппокампа, электрофизиология синаптической передачи в этих путях — способность генерировать длительную потенциацию, нейрохимия — необходимость калмодулина для генера-

ции длительной потенциации и ее сохранения в течение многих недель. Теперь, когда мы понимаем детали биохимических механизмов обеспечения возбудимости и проводимости импульсов в нервных элементах, мы можем по достоинству оценить предложение И. П. Павлова использовать для тестирования силы возбудительного процесса кофеин, т. е. по сути оценивать функциональные возможности системы цАМФ, поскольку кофеин является игибитором фосфодиэстеразы — фермента, активируемого калмодулином и деградирующего цАМФ.

Концепция нейроэндокринной регуляции генетических и цитогенетических процессов, постулировавшая общность молекулярных механизмов регуляции как активности самой нервной системы, так и генетического аппарата нервных клеток и клеток органов-мишеней, нашла свои доказательства и реализацию в конкретных моделях: аллели одного гена, контролирующего калмодулин, по-разному влияют на активность ферментов метаболизма цАМФ, способность к обучению, нервно-мышечную возбудимость и рекомбинацию генов. И все это стало возможным на основе планомерного и целенаправленного осуществления программ по сравнительной генетике поведения, теоретическое обеспечение которых было разработано отечественными специалистами и, намного опережая современный каждому этапу уровень развития науки, обладало прогностическими свойствами, позволявшими канализовать исследования в строго определенном русле. Поэтому за пределами нашего рассмотрения остались многие вопросы — развитие и эволюция мозга, проявления ВНД, не имеющие условнорефлекторной основы (например, рассудочная деятельность) (Крушинский, 1977; Крушинский и др., 1975, 1983), исследования собственно памяти.

Как можно заключить, генетика высшей нервной деятельности находится еще в самом начале пути. Однако несмотря на это, факты, полученные в этой области знаний, уже сейчас начинают служить практике педагогики и медицины (Пономаренко, Лопатина, 1981; Bennet, 1982).

ЛИТЕРАТУРА

Актуальные проблемы генетики поведения. Л., 1975. 223 с.

Александрова Н. П., Ширяева Н. В., Кратин Ю. Г., Лопатина Н. Г. Порог активации мозга у крыс, селектированных по возбудимости нервно-мышечного аппарата. — ДАН СССР, 1981, т. 259, с. 1233—1235.

Вайдо А. И. Изучение генетической детерминации порогов возбудимости периферического отдела нервной системы и их связи с поведением кур и крыс: Автор. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1981. 22 с.

Вайдо А. И., Дмитриев Ю. С., Кулагин Д. А., Ситдиков М. Х. Сравнительно-генетический анализ возбудимости нервной системы и некоторых видов двигательной активности у крыс. — Генетика, 1983, т. 19, с. 1446—1450.

Вайдо А. И., Енин Л. Д., Ширяева Н. В. Скорость проведения потенциалов действия по хвостовому и большеберцовому нервам у линий крыс, селектированных по возбудимости нервно-мышечного аппарата. — Генетика, 1985, т. 21, с. 262—264.

Васильев В. Ю., Гуляев Н. И., Северен Б. С. Циклический аденозинмонофосфат — биологическая роль и механизм действия. — Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева, 1975, т. 20, с. 306—321.

Виноградов О. С. Гиппокамп и память. М., 1975. 333 с.

(*Воронин Л. Л.*) *Voronin L. L.* Long-term potentiation in the hippocampus. — Neurosciences, 1983, vol. 10, N 4, p. 1061—1071.

Головачев Г. Д. Гибридологический анализ параметров возбудимости двигательных нервов. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1967, вып. 3, с. 23—27.

Гофман М. А., Дмитриева Н. И., Лопатина Н. Г. Плотность нейронов в различных областях головного мозга мышей с трисомией и транслокацией по аутосоме Т6. — Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, с. 594—596.

Дмитриев Ю. С. Локализация генов, ответственных за линейные различия по порогам нервно-мышечной возбудимости у мышей. — ДАН СССР, 1981, т. 261, с. 203—206.

Дмитриев Ю. С. Изучение генетической зависимости между нейрологическими (порог возбудимости) и поведенческими особенностями у линий мышей и их гибридов. — Генетика, 1983, т. 19, с. 958—964.

Дмитриев Ю. С., Вайдо А. И. Исследование некоторых параметров функционального состояния нервной системы и особенностей поведения в связи с их наследственной обусловленностью у инбредных линий мышей. Сообщение I. Анализ наследования порога возбудимости нервно-мышечиого аппарата у инбредных линий мышей. — Генетика, 1981а, т. 17, с. 282—290.

Дмитриев Ю. С., Вайдо А. И. Исследование некоторых параметров функционального состояния нервной системы и особенностей поведения в связи с их наследственной обусловленностью у инбредных линий мышей. Сообщение II. Корреляция порога нервно-мышечной возбудимости с некоторыми поведенческими показателями у мышей. — Генетика, 1981б, т. 17, с. 291—297.

Дмитриева Н. И., Гоццо Ст. Структурные особенности головного мозга крыс, селектированных по порогу возбудимости. — Арх. анат., 1985, т. 88, № 2, с. 5—10.

Дмитриева Н. И., Гоццо Ст., Дмитриев Ю. С., Лопатина Н. Г., Кассиль В. Г. Нейроанатомические особенности линий крыс, различающихся по способности к образованию условных рефлексов активного избегания. — ДАН СССР, 1983, т. 272, с. 1235—1238.

(*Дмитриева Н. И., Гоццо С., Дмитриев Ю. С., Аммассари-Тюле М.*) *Dimitrieva N., Gozzo S., Dimitriev Yu., Ammassari-Teule M.* Mossy fiber distribution in four lines of rats: A correlativ study with avoidance abilities and axcitability thresholds. — Physiol. Psychol., 1984, vol. 12, p. 30—34.

Зимкина А. М., Лоскутова Т. Д. О концепции функционального состояния центральной нервной системы. — Физиол. человека, 1976, т. 2, с. 179—192.

Кайданов Л. З., Новиков С. Н. Поведение и микроэволюция позвоночных. — В кн.: Итоги науки и техники: Зоология позвоночных, т. 7, М., 1975, с. 29—65.

Камышев Н. Г., Савватеева Е. В., Пономаренко В. В. О нейрогормональных факторах регуляции генетических и цитогенетических процессов. — В кн.: Физиологическая генетика и генетика поведения. Л., 1981, с. 156—190 (Руководство по физиологии).

Корочкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии. М., 1977. 280 с.

Корочкина С. Е., Савватеева Е. В., Клименко В. В., Пономаренко В. В. Факторы организменной регуляции генетических процессов: Изучение кроссинговера у линий дрозофилы с измененным метаболизмом цАМФ. — ДАН СССР, 1985, т. 274, с. 1235—1238.

Красусский В. К. Методика оценки свойств нервных процессов у собак, принятая лабораторией физиологии и генетики типов высшей нервной деятельности. — Журн. высш. нерв. деят., 1963, т. 13, с. 165—176.

Крушинский Л. В. Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении признаков поведения у собак. — Изв. АН СССР, 1946, № 1, с. 69—81.
Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977. 271 с.
Кругликов Л. В., Астаурова Н. Б., Кузнецова Л. М., Очинская Е. М., Полетаева И. И., Романова Л. Г., Сотская М. Н. Роль генетических факторов в определении способности к экстраполяции у животных. — В кн.: Актуальные проблемы генетики поведения животных. Л., 1975, с. 98.
Крушинский Л. В., Зорина З. А., Полетаева И. И., Романова Л. Г. Введение в этологию и генетику поведения. М., 1983. 173 с.
Кулагин Д. А. Физиолого-генетическое изучение эмоциональности у крыс: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 26 с.
Лобашев М. Е. Физиологическая (паранекротическая) гипотеза мутационного процесса. — Вестн. ЛГУ, 1947, № 8, с. 10—29.
Лобашев М. Е. Генетика и условный рефлекс. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1956, № 2, с. 29—38.
Лобашев М. Е. Биология условного рефлекса. — Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 1959, т. 8, с. 133—141.
Лобашев М. Е. О параллельных — аналогичных и гомологичных рядах развития основных свойств высшей нервной деятельности в филогенезе животных. — В кн.: Материалы 2-го научного совещания, посвященного памяти Л. А. Орбели. М.; Л., 1960, с. 16—23.
Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность. — В кн.: Исследования по генетике. Сборник I. Л., 1961, с. 3—11.
Лобашев М. Е. О проблеме эволюции временной связи. — В кн.: Эволюция временных связей: Материалы симпозиума. Сухуми, 1964, с. 7—9.
Лобашев М. Е. Генетика: Учебное пособие. 2-е изд. Л., 1967. 751 с.
Лобашев М. Е., Пономаренко В. В., Полянская Г. Г., Цапыгина Р. И. О роли нервной системы в регуляции различных генетических и цитогенетических процессов. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1973, т. 9, с. 396—406.
Лопатина Н. Г. Генетические исследования условного рефлекса в Институте физиологии им. И. П. Павлова АН СССР. — Журн. высш. нерв. деят., 1975, т. 25, с. 1133—1140.
Лопатина Н. Г. Сравнительно-генетическое изучение порогов нервно-мышечной возбудимости в связи с сигнальным поведением медоносной пчелы. — Генетика, 1979, т. 15, с. 1979—1988.
Лопатина Н. Г. Дивергенция функции и анатомии нервной системы линий крыс, селектированных по порогу нервно-мышечной взобудимости. — В кн.: Труды IV Всесоюзного съезда ВОГиС. Кишинев, 1982, с. 48.
Лопатина Н. Г., Долотовская Л. З. Влияние триптофана и его метаболитов на условнорефлекторную деятельность медоносной пчелы. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 34, с. 911—920.
Лопатина Н. Г., Смирнова Г. П., Пономаренко В. В. Гипотеза нервной регуляции процесса реализации наследственной информации. — В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. Л., 1975, с. 107—121.
Микеладзе Д. Г. Циклические нуклеотиды. Кальций и протеинкиназные реакции в нервной ткани. Роль вторичных посредников (Са и цАМФ) в активности нервной ткани. Тбилиси, 1983. 183 с.
Павлов И. П. (1926). Лекции о работе больших полушарий головного мозга. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951, т. 4. 451 с.
Пономаренко В. В. О некоторых молекулярных и системных аспектах генетического контроля поведения. — В кн.: Тр. XI съезда Всесоюз. физиол. об-ва им. И. П. Павлова. Л., 1970, с. 97—101.
Пономаренко В. В. Исследование условнорефлекторной деятельности, некоторых форм врожденного поведения и нейрофизиологических признаков в связи с их наследственной обусловленностью у животных

разных филогенетических уровней (птицы, рыбы, насекомые): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1975. 32 с.
Пономаренко В. В., Лопатина Н. Г. Мутации гомологичных генов в исследованиях по сравнительной генетике поведения. — В кн.: Вопросы общей генетики. М., 1981, с. 313—323.
Попова Н. В. Функциональное значение генетических вариаций веса мозга у домовой мыши: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1983. 15 с.
Савватеева Е. В. Анализ наследования параметров возбудимости нервно-мышечного аппарата при диаллельных скрещиваниях четырех линий дрозофилы. — Генетика, 1976, т. 12, с. 95—104.
(*Савватеева Е. В., Камышев Н. Г.*) *Savvateeva E. V., Kamyshev N. G.* Behavioral effects of temperature sensitive mutations affecting metabolism of cAMP in D. melanogaster. — Pharm. Biochem. Behav., 1981, vol. 14, p. 603—611.
(*Савватеева Е. В., Переслени И. В., Иванюшина В., Корочкин Л. И.*) *Savvateeva E. V., Peresleny I. V., Ivanushina V., Korochkin L. I.* Expression of adenylate cyclase and phosphodiesterase in development of temperature-sensitive mutants with impaired metabulism of cAMP in *D. melanogaster*. — Develop. Genet., 1985, vol. 5, p. 157—172.
Федоров В. К. Генетика высшей нервной деятельности. — В кн.: Физиология высшей нервной деятельности. Часть II. Условные рефлексы и адаптивное поведение. Глава 6. М., 1971, с. 164—179 (Руководство по физиологии).
Федоров В. К., Дыбан Л. П., Баранов В. С., Дмитриев Ю. С., Удалова Л. Д. Изучение репродуктивной функции и высшей нервной деятельности у мышей с трисомией по хромосоме T_6. — Физиол. журн. СССР, 1973, т. 59, с. 704—706.
Физиологическая генетика. Л., 1976. 470 с.
Физиологическая генетика и генетика поведения. Л., 1981. 257 с. (Руководство по физиологии).
Ширяева Н. В., Вайдо А. И. Генетика нейроанатомических признаков и возможная связь с особенностями поведения животных. — Журн. высш. нерв. деят., 1980, т. 30, с. 71—79.
Шумская И. А. Генетико-биохимическое исследование мозга двух групп крыс с генетически детерминированными различиями по способности к обучению: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Новосибирск, 1979. 16 с.
Трут Л. Н. Очерки по генетике поведения. Новосибирск, 1978, с. 113.
Bonnet K. Cyclic nucleotides in the central nervous system. — Handb. Neurochem., 1982, vol. 1, p. 257—280.
Broadhurst P. L., Fulker P. W., Wilcock J. Behavioral genetics. — Ann. Rev. Psychol., 1974, vol. 25, p. 389—415.
Camardo I., Siegelbaum S. Single-channel analysis in Aplysia neurons: a specific K^+ channel is modulated by serotonin and cAMP. — In: Single-channel Res. New York; London, 1983, p. 409—423.
Cazala P., Cazala V., Cardo B. Hypothalamic self-stimulation in three inbreed strains of mice. — Brain Res., 1974, vol. 81, p. 159—167.
Cheung W. Y. Calmodulin plays a pivotal role in cell regulation. — Science, 1980, vol. 207, p. 19—27.
Eccles I. C. Calcium in long-term potentiation as a model for memory. — Neurosciences, 1983, vol. 10, p. 1071—1081.
(*Ehrman L., Parsons P.*) *Эрман Л., Парсонс П.* Генетика поведения и эволюция. М., 1984. 566 с.
Eleftheriou B. E. A gene influencing hypothalamic norepinephrine levels in mice. — Brain Res., 1974, vol. 70, p. 538—540.
Eleftheriou B. E., Bailey D. A gene controlling plasma serotonin levels in mice. — J. Endocr., 1972, vol. 55, p. 225—226.
Fleming D. E., Wilson C. E., Shearer D. E. Strain differences in the eleicitation of electrocortical after-discharges. — Phisiol. Behav., 1973, vol. 10, p. 879—885.
Fuller J. L., Thompson W. R. Behavior genetics. New York, 1960. 571 p.

Genetics, environment and intelligence / Ed. A. Oliverio. Amsterdam etc., 1977. 451 p.

Gozzo S., Ammassari-Teule M. Different mossy fiber patterns in two inbred strains of mice: a functionalhypothesis. — Neurosci. Lett., 1983, vol. 36, p. 111—116.

Greengard P. Phosphorylated proteins as physiological effectors. — Science, 1978, vol. 199, p. 146—151.

Greengard P., Mettfee D. A., Kela I. W. On the mechanism of action of cAMP its role in synaptic transmission. — Adv. Cycl. Nucl. Res., 1972, vol. 1, p. 337—355.

Hall J. C. Genetics of the nervous system in Drosophila. — Quart. Rev. Biophys, 1982, vol. 15, p. 223—479.

Hegmann Y. P., White Y. E., Kater S. B. Physiological function and behavioral genetics. II. Quantitative genetic analysis of conduction velocity of caudal nerves of the mouse, *Mus musculus.* — Behav. Genet., 1973, vol. 3, p. 121—131.

Handbook of neurochemistry. New York; London, 1982, vol. 1. 496 p.; vol. 2. 475 p.; 1983, vol. 3. 698 p.; vol. 4. 549 p.

(*Hassett J.*) *Хэссет Дж.* Введение в психофизиологию. М., 1981. 244 с.

(*Kandel E. R.*) *Кэндел Э.* Клеточные основы поведения. М., 1980. 598 с.

Klee C. B., Crouch T. H., Richman P. G. Calmodulin. — Ann. Rev. Biochem., 1980, vol. 49, p. 489—515.

Levitan I. B., Lemos J., Novak-Hofer I. Protein phosphorylation and the regulation of ion channels. — Trends Neurosci., 1983, vol. 6, p. 496—499.

Oliverio A., Castellano C., Messeri P. Genetic analysis of avoidance maze and wheel-running behaviors in the mouse. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1972, vol. 79, p. 459—473.

Oliverio A., Eleftheriou B. E., Bailey D. A gene influencing active avoidance performance in mice. — Physiol. and Behav. 1973, vol. 2, p. 497—501.

Robinson G. A., Butcher R. W., Sutherland E. W. Cyclic AMP. New York, 1971. 248 p.

Rodnight R. Protein kinases and phosphatases. — Hanb. Neurochem., 1983, vol. 4, p. 195—217.

Sattin A. Cyclie AMP accumulation in central cortex tissue from inbred strains of mice. — Life Sci., 1975, vol. 16, p. 903—904.

Schwegler H., Lipp H.-P. Is there a correlation between hippocampal mossy fiber distribution and two-way avoidance performance in mice and rats? — Neurosci. Lett., 1981, vol. 23, p. 25—30.

Siegelbaum S. A, Tsien R. W. Modulation of gated ion channels as a mode of transmitter action. — Trends Neurosci., 1983, vol. 6, p. 307—313.

Spruill W. H., Hurvits D. R., Lucchesi J., Steiner A. L. Association of cGMP with gene expression of polytene chromosomes of *D. melanogaster.* — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1978, vol. 75, p. 1280—1284.

Stevens F. G. Calmodulin: an introduction. — Can. J. Biochem., 1983, vol. 61, p. 906—910.

Wimer R. E., Wimer C. C., Jaughn J. E., Barber R. P., Balvanx B. A., Chernow C. R. The genetic organization of neurons number in ammons horns of house mice. — Brain Res., 1976, vol. 118, p. 219—227.

Zaide I. Differences between Tryon Bright and Dull Rats in seisure activity evoked by amygdala stimulation. — Physiol. and Behav., 1974, vol. 12, p. 527—535.

Глава 2

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ФОРМИРОВАНИЯ ИНТЕГРАТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МОЗГА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Целостная работа мозга обеспечивается системой афферентных и эфферентных связей отдельных нервных центров между собою и с соподчиненными органами. Только при наличии структурного объединения между пространственно разобщенными центрами возможно осуществление интеграции их деятельности. Совершенно очевидно, что нервный центр обладает тем большими возможностями интегративной функции, чем с большим числом соподчиненных систем он связан (Ухтомский, 1978). Такие связи являются продуктом длительного фило- и онтогенетического развития. Изучение динамики их формирования позволяет постепенно проследить процесс параллельного становления структуры и функции аппаратов мозга, что открывает дополнительные возможности для исследования механизмов и закономерностей развития интегративной деятельности мозга в процессах фило- и онтогенеза.

Особый интерес в разработке проблемы представляет изучение гисто- и синаптогенеза коры головного мозга, которой в наибольшей степени присуща эта функция, с параллельным сопоставлением активности развивающихся нейронов в пре- и постнатальном онтогенезе. Поскольку ассоциативные системы головного мозга выполняют особую роль в механизмах межанализаторной интеграции (Батуев, 1981), изучение становления структуры и функции их нервных аппаратов имеет первостепенное значение.

Уже у хищных выделяют две таламокортикальные ассоциативные системы: таламофронтальную и таламопариетальную. Важнейшими их компонентами являются ассоциативные ядра таламуса, проецирующиеся на ассоциативные зоны коры больших полушарий — фронтальные и теменные (Батуев, 1979). Эти таламокортикальные системы в результате эволюции претерпевают значительные структурно-функциональные преобразования в ряду млекопитающих, а степень их развития определяет филогенетический статус животных (Карамян, 1976).

Наличие полисенсорных нейронов в ассоциативных структурах мозга создает условия для взаимодействия возбуждений различных сенсорных модальностей и создает предпосылки для вовлече-

ния ассоциативных систем мозга в организацию адаптивного поведения млекопитающих.

С морфологической точки зрения особая роль фронтальной области коры в процессах сенсомоторной интеграции в первую очередь обусловлена ее богатыми афферентными и эфферентными связями с различными сенсорными и ассоциативными областями коры и подкорковыми образованиями мозга (Батуев, 1970, 1981; Gottlieb, 1974; Spatz, 1981; Бабминдра, Брагина, 1982). Как известно, в филогенезе млекопитающих происходит дифференциация и усложнение двигательных функций, что находит отражение в процессах структурного расчленения сенсомоторной области коры головного мозга на более дробные единицы в эволюции проекционных и корково-корковых связей, а также в усилении супраспинального контроля (Карамян, 1970; Поляков, 1973). В ходе онтогенетического развития прослеживаются все эти основные этапы формирования сенсомоторных систем.

ГИСТОГЕНЕЗ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Не все корковые поля развиваются в одно и то же время, но последовательность формирования клеточных структур коры, в том числе и ассоциативных, подчиняется общей закономерности. Было показано, например, что у кошек латеральные районы коры созревают раньше, чем медиальные (Marin-Padilla, 1971). Меченые клетки у мыши обнаруживаются во II и III слоях латеральных полей неокортекса на 16-й день после оплодотворения и только в V и VI слоях фронтальной и окципитальной областей коры (цит. по: Mann, 1979).

Процесс пренатального развития коры протекает по-разному в старых и новых ее областях. В настоящее время достаточно точно известно, что старая кора в онтогенезе формируется раньше новой. Эти различия в сроках созревания выступают весьма отчетливо. Если, например, энторинальная область коры у человека созревает уже в первой половине пренатального онтогенеза, то лимбическая кора только к 6 месяцам. У человека цитоархитектоническая дифференцировка гиппокампа происходит к 2—4 годам, а лимбической коры только к 4—7 годам (Карамян, 1970). В ходе эмбрионального развития из клеточных элементов стенки передних мозговых пузырей формируются популяции клеток, из которых образуются дефинитивные нейроны и различные типы глиальных клеток. В процессе гистогенеза принято различать фазу пролиферации клеток и фазу их миграции.

Фаза пролиферации. Считается, что эта фаза в развивающемся мозге кошки наступает через 12—14 дней после оплодотворения. Нейроэпителиальные клетки, образующие стенку первичных мозговых пузырей, интенсивно делятся, отчего стенка утолщается и приобретает псевдостратифицированный вид. Среди клеток в это время различают эпендимные, а также нейробласты и спонгиобласты. Только перед репликацией базальные части клеток отде-

ляются от основания мембраны. Образовавшиеся в результате деления клетки остаются в близком контакте друг с другом. Внутри такого первичного комплекса клеток могут возникать специфические и отличимые от других клеточных объединений взаимодействия (Cottlieb, 1974). Эпендимные клетки образуют слой клеток, выстилающий внутреннюю поверхность мозговых пузырей. Из нейробластов формируются пирамидные и непирамидные типы клеток коры головного мозга. Спонгиобласты дают начало клеткам макроглии и олигодендроглии. Макроглиальные клетки в свою очередь дифференцируются в астроциты плазматического и фибриллярного типов.

Фаза миграции. В решении сложных и малоисследованных вопросов нейрогенеза различных структур ЦНС важную роль сыграл метод авторадиографии, с помощью которого сначала на эмбрионах мышей (Angevin, Sidman, 1961), а позднее на крысах (Barry, Rogers, 1965) было показано, что слои мозговой коры образуются в результате последовательной миграции клеток из эпендимального клеточного слоя, окаймляющего латеральные желудочки. Во всех полях неокортекса клетки, мигрирующие в более позднее время, занимают в коре более поверхностное положение, чем первично мигрирующие клетки. Исключением из этого правила является I слой, который появляется на ранних стадиях дифференцировки стенки переднего мозгового пузыря в виде краевой зоны Гисса и по своему развитию отличается от всех остальных слоев.

Первоначально мигрировавшие нейробласты беспорядочно располагаются внутри кортикальной пластинки, но в результате дальнейшей дифференцировки занимают упорядоченное положение и верхушечные дендриты будущих пирамидных нейронов оказываются ориентированными в вертикальном положении. Верхушечная часть апикальных дендритов обильно ветвится в маргинальном слое коры. По ходу дендритов в это время можно заметить образование большого числа мелких варикозностей, из которых затем образуются шипики либо мелкие ветви дендритов.

Относительно последовательности развития базальных дендритов пирамидных клеток мнения исследователей расходятся. Одни из них (Noback, Purpura, 1961; Adinolti, 1971) считают, что последовательность развития пирамидных клеток независимо от слоя коры, в котором они развиваются, одна и та же, а именно развитие апикальных дендритов опережает базальные. Другие (Moliver, van der Loos, 1970; Максимова, 1979) утверждают, что у пирамидных клеток поверхностных слоев сначала развиваются апикальные дендриты, а затем базальные; у пирамид глубоких слоев развитие базальных дендритов опережает апикальные. У звездчатых клеток развиваются сначала аксоны и позднее дендриты.

Клетки VI слоя занимают упорядоченное положение раньше, чем клетки других слоев. Затем этот процесс последовательно прослеживается для V, IV, III и II слоев. Однако созревать отдель-

ные виды клеток в слоях могут одновременно (Corner et al., 1978; Koenig, Marty, 1981). К моменту рождения человека VI и V слои имеют вполне сформированный вид, в то время как во II—IV слоях еще происходит миграция клеток и только через 7—10 дней после рождения они приобретают дефинитивное строение.

В I слое дифференцируются немногочисленные клетки Кахаля—Ретциуса. При изучении формирования межнейронных связей развивающейся коры было отмечено, что афферентные волокна прорастают в кору гораздо раньше эфферентных волокон, покидающих ее. Это дало основания для предположения о формообразовательной роли афферентов в гистогенезе коры.

К 45-му дню эмбрионального развития поверхность мозга у кошек лишена борозд. На микроскопических препаратах хорошо наблюдается I слой, много мигрирующих клеток, особенно в глубоких слоях. Неделю спустя на препаратах отчетливо наблюдаются V и VI слои. К 58-му дню пренатального развития появляется крестовидная борозда, а на поперечных срезах коры становится возможным различать IV слой. У новорожденного котенка все слои коры полностью сформированы. Вид большинства ветвящихся аксонов сходен с афферентами у взрослых животных. У 5-месячного зародыша человека в корковой пластинке (Mason, 1982; Krmpotic-Nemanic et al., 1983; Mariani, 1983) различаются 4 слоя: эпендимальный, интермедиальный, примордиальный и I слой (Marin-Padilla, 1970). От эпендимных клеток до мягкой мозговой оболочки в вертикальном направлении тянутся многочисленные глиальные волокна. В мягкой мозговой оболочке они заканчиваются характерными расширениями. В эпендимной зоне наблюдаются сходного размера и формы мелкие округлые клетки. Они располагаются в 2—3 нечетко выраженных слоях. В интермедиальной зоне ясно выделяются 2 слоя горизонтальных пучков нервных волокон: наружный (по отношению к эпендиме) и внутренний.

ДИНАМИКА СТРУКТУРНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ КОРЫ

Термин «дифференцировка» используется нами для обозначения процесса созревания нервных клеток и приобретения ими структуры и функции, которые им не были присущи ранее. Общими признаками для всех развивающихся нейронов являются уменьшение ядерно-цитоплазматического отношения, усложнение ультраструктурной организации цитоплазмы, сопровождаемое изменениями соотношения количества свободных рибосом и элементов зернистой эндоплазматической сети, а также удельной насыщенности цитоплазмы мембранами клеточных органелл.

Согласно определению А. А. Клишова (1984), для развивающихся нервных клеток присущи сложные взаимодействия статической (лабильной) и однозначно-динамической (жесткой) детерминации. Обе эти формы составляют единство, так как в жестких системах обнаруживаются моменты пластичности (дегенерация

нейронов, перестройка связей), а в лабильных — жестко детерминированные процессы (специфика строения нейронов и уникальное соотношение форм).

Структура и ультраструктура незрелого нейрона. По форме тела все нервные клетки коры в раннем пренатальном периоде (у человека — 60 дней, у кошки — 20 дней) представлены овальными или круглыми юными нейронами. На основании количества отходящих от тела клетки отростков все нейроны можно подразделить на безотростчатые и биполярные. К последним, дающим, по-видимому, пирамидные нейроны, относится примерно 90 % всех нервных клеток. Это очень мелкие клетки с относительно толстым апикальным дендритом и тонким нисходящим аксоном. Дендрит на небольшом расстоянии от тела клетки делится на несколько ветвей.

В процессе эмбриогенеза размер тела нейронов меняется меньше по сравнению с протяженностью дендритов и аксонов. Чем крупнее тело у нейрона, тем больше диаметр его аксона. Коррелируют обычно с размерами сомы нервной клетки также длина аксона и степень его миелинизации (Mason, 1983; Mates, Lund, 1983). У незрелого нейрона ядро занимает относительно большее место в клетке, чем у зрелых клеток (Morest, 1969). В телах нейронов отсутствует нисслевское вещество. Его появление отмечается только в постнатальном периоде. В пирамидных клетках крыс нисслевское вещество обнаружено на 6-й день после рождения (Derer, 1974). Несколько позже вокруг нейронов развиваются глиальные оболочки и сосудисто-капиллярная сеть (Оленев, 1978). Размеры и форма отростков нервных клеток определяется действием на развивающийся нейрон ряда факторов. Установлено, например, что дендриты и аксон прорастают предпочтительнее в сторону меньшего механического сопротивления, а врастание нервных отростков происходит одновременно с развитием субстрата иннервации. Существует мнение, что дендриты у развивающегося нейрона начинают ветвиться только в том случае, если его аксон устанавливает контакт с клеткой-мишенью (Fox, Richardson, 1982; Katz et al., 1983). Бóльшая часть ветвей дендритов входит в состав пучков (Максимова и др., 1979). Отмечена тесная связь между подрастанием афферентов и степенью созревания коры (Поляков, 1973). Однако мало что известно о развитии отдельных типов нейронов, систем волокон и слоев коры в ходе пренатального и раннего постнатального периода. Так, в сенсомоторной коре котенка в раннем постнатальном периоде жизни (Демьяненко, 1982) звездчатые клетки выявляются во всех слоях коры. Они дифференцируются позже пирамидных, но в динамике постнатального развития претерпевают самые значительные усложнения. К месячному возрасту высокой степени дифференцировки достигают звездчатые клетки II слоя, формирующие локальные ветвления в пучках апикальных дендритов. В III—V слоях неокортекса находится значительное число звездчатых клеток, аксоны которых образуют множественные контакты с апикальными и базальными дендритами пирамидных клеток. Такие данные имеют фундаментальное значение для

понимания уникальных морфлогических особенностей структурной организации коры головного мозга.

Аксонный холмик и начальный сегмент аксона развивающегося нейрона. По строению они сходны с дефинитивными частями нейрона, но уступают им в размерах: аксонный холмик у новорожденного котенка составляет около 75 % от размера в дефинитивном состоянии (Conradi, Skoglund, 1969), а начальный сегмент — только 50 %. Здесь в это время наблюдается, во-первых, более резкий, чем у взрослых организмов, переход от тела к аксонному холмику и, во-вторых, уменьшена зона аксона, на которой возможно осуществление тормозных процессов. Кроме того, у молодых животных отсутствуют шипики на начальном сегменте аксона, обнаруженные у взрослых (Брагина, 1983). Необходимы, очевидно, специальные исследования этого объекта. Появившиеся сравнительно недавно факты об аксо-аксонных синапсах на начальном сегменте аксона свидетельствуют о том, что процесс обработки информации, начавшийся в дендритах и теле клетки, не заканчивается в аксонном холмике, а продолжается в начальном сегменте аксона, где синапсы в одних случаях могут оказывать тормозные влияния на поток импульсов из коры, а в других, наоборот, оказывать облегчающее действие (по типу торможение торможе́ния).

По сравнению с другими формами синапсов — аксосоматическими и аксодендритическими число аксо-аксонных в коре головного мозга составляет доли процента. Но в силу своего стратегического положения эти синапсы могут играть исключительно важную роль в формировании суммарной активности нейрона. У развивающихся нейронов прогрессивно нарастает количество коллатералей у аксонов, увеличивается их длина и разветвленность.

Структурная дифференцировка дендритов. Уже в начале второй половины внутриутробного развития наблюдается усиленный рост вертикально ориентированных дендритов. По их ходу появляется 5—10 коротких выростов, которые довольно быстро увеличиваются в длину. Одновременно происходит их ветвление. У зрелорождающихся животных к концу внутриутробного периода патерн ветвления дендритов приобретает дефинитивный вид. У незрелорождающихся животных формирование дендритной кроны продолжается еще 2—3 недели после рождения. Большим числом исследователей отмечается факт более быстрого развития апикальных дендритов пирамидных нейронов по сравнению с базальными дендритами.

Развитие шипиков дендритов. Морфологическому изучению шипиков дендритов уделяется в настоящее время повышенное внимание. Удалось установить, что чем выше филогенетический уровень животного, тем лучше у него развиты шипики на дендритах, и чем выше в иерархии нервной системы расположен исследуемый нейрон, тем также более дифференированы дендритические шипики. На дендритах периферических вегетативных нейронов они отсутствуют. Шипики появляются в спинном мозге и лучше всего выражены в филогенетически наиболее молодых его образованиях — роландовом веществе и краевой зоне (Сутулова, 1979).

На дендритах нейронов ствола головного мозга количество шипиков постепенно увеличивается и достигает максимума у пирамидных нейронов коры головного мозга. Такие факты послужили основанием для предположения о приуроченности шипиков дендритов к процессам высшей интегративной деятельности нервной системы, к процессам памяти и обучения. Онтогенетическое развитие шипиков повторяет их филогенез.

В недавно выполненной серии морфологических исследований (Schütz, 1978, 1980, 1981) был проведен тщательный анализ развития шипиков дендритов в пре- и постнатальных периодах. Показано, что увеличение числа шипиков на дендритах у зрелорождающихся животных (морская свинка) быстро прогрессирует во второй половине беременности и достигает максимума к моменту рождения. У крысы и у мыши шипики на дендритах начинают развиваться только после рождения. Максимальная плотность шипиков у крысы наступает через 18 дней, а у мыши — несколько позже. Вслед за этим наблюдалась краткая фаза уменьшения числа шипиков на единицу длины шипика, которая сменялась затем устойчивым равновесием. Поскольку после рождения количество шипиков у морских свинок не увеличивается, стало быть обучение не вызывает изменений. У крысы и мыши количество шипиков нарастает со скоростью примерно 0.5 млн. в секунду. Оно, по-видимому, генетически детерминировано и не зависит от обучения. Этими наблюдениями автор убедительно показала ошибочность бытовавшего ранее представления о прогрессирующем нарастании плотности шипиков в результате обучения или стимулирующего влияния окружающей обстановки.

Следовательно, дендритические шипики скорее являются субстратом для обучения, нежели результатом обучения. Некоторое изменение плотности шипиков, наблюдаемое у зрелорождающихся животных через 2—3 недели жизни, связано, по-видимому, с дегенерацией части «ненужных» синапсов и заменой их новыми. Шипики развиваются из небольших выпячиваний наружных поверхностей дендритов. Вначале эти выпячивания имеют вид бугорка, который последовательно принимает форму конуса, цилиндра и, наконец, типичного шипика с головчатым расширением, шейкой и ножкой. У таких шипиков длина (до 3 мкм) четко преобладает над шириной (0.5 мкм). Ножка шипика в месте отхождения от дендрита начинается с расширения, которое постепенно сужается, переходя в шейку шипика, заканчивающуюся булавовидной головкой шипика толщиной около 1 мкм. Описываемая разновидность шипиков наиболее часто встречается в коре головного мозга. Наиболее характерны они для проксимальных частей дендритов пирамидных нейронов глубоких слоев коры. Часть шипиков не имеет расширения на концах, и возможно, что такая форма представляет собою недоразвитый шипик (так называемый пальцевидный тип). Такие шипики часто имеют неправильную форму. У них отсутствует шейка и головчатое расширение. Встречаются они довольно редко, преимущественно в дистальных частях дендритов. На элек-

тронно-микроскопических снимках видно, что дистальная часть синапса обычно принимает участие в формировании синаптического соединения с тонкими, касательного типа, пресинаптическими волокнами. Активная зона описываемых аксошипиковых синапсов характеризуется крайне малой протяженностью (так называемые точечные синапсы).

Еще менее дифференцированными представляются утолщенные шипики, у которых ширина (примерно 1 мкм) либо равна длине, либо даже преобладает над нею. В матриксе шипиков закономерно присутствуют митохондрии. Синаптические контакты могут быть сформированы двумя или даже тремя аксонными терминалями и могут занимать значительную часть поверхности шипика.

Роль афферентации в становлении структуры и функции коры головного мозга. Выявление роли афферентации в созревании коры имеет исключительно важное значение для понимания механизмов развития нервной системы и, следовательно, для управления этим процессом. К сожалению, несмотря на большое число работ, посвященных изучению проблемы, в ней гораздо больше неясных, чем выясненных вопросов. По представлению одних исследователей (Оленев, 1978; Scheibel, Scheibel, 1978; Schütz, 1980), развитие коры генетически запрограммировано и оно не изменяется или изменяется незначительно при изменении ее афферентации. Согласно мнению других исследователей (Marin-Padilla, 1970; Поляков, 1973; Innocenti, Clarke, 1984; Kato et al., 1984), деафферентация развивающихся нейронов отрицательно влияет на их рост и развитие. Считается также, что дифференцировка и созревание нервных элементов связаны с моментом «прибытия» афферентов в кору. Действительно в период миграции в неокортексе обнаружены волоконные структуры (Wise et al., 1979), но источник их происхождения точно не установлен. По мнению Марин-Падилла (Marin-Padilla, 1972, 1978), развитие неокортекса у кошки начинается с подрастания первых кортикопетальных аксонов к 25-му дню эмбриального периода. Примитивные клетки мигрируют в этот же район и образуют плексиморфный слой. Они накапливаются в центральном районе этого слоя и формируют кортикальную пластину, которая разделяет начальный плексиморфный слой на 3 части. Верхняя из этих частей в процессе эмбрионального развития формирует I слой коры, нижняя — VI, средняя — II—V слои. В период от 25-го до 45-го дня эмбриогенеза аксоны клеток I слоя (клетки Кахаля-Ретциуса) образуют синаптические контакты с клетками Мартинотти в VI слое, и наоборот. Примерно к 45-му дню развития в кору входит вторая группа волокон, совпадая по времени с началом созревания пирамидных клеток V кортикального слоя, которые к этому времени имеют апикальные и базальные дендриты, а коллатерали их аксонов входят в белое вещество. В отличие от пирамид V слоя клетки III и IV слоев представлены недифференцированными биполярными клетками. Все еще находятся в состоянии миграции клетки II слоя. Перед самым рождением котенка третья группа волокон подрастает

к верхней части кортикальной пластины и стимулирует развитие клеток III слоя. II и III слои к рождению не имеют колончатой структуры, их клетки имеют овальную форму и идентифицируются как пирамидные только на 10-й день жизни. Аксоны этих клеток только начинают развиваться (Adinolfi, 1971), но уже имеют апикальные дендриты, а большинство из них и тонкие базальные дендриты (Noback, Purpura, 1961).

Появление в коре таламических волокон задерживает миграцию нейронов и способствует процессу стратификации коры. Так, нейроны сенсомоторной коры остаются незрелыми до формирования таламических входов, а подрастающие афферентные волокна способствуют развитию клеток и их отростков (Wise et al., 1979). Последнее определяет развитие поперечника коры и ее слоев. Сравнительное изучение изменения поперечника сенсомоторной и теменной коры (Толченова, Зотова, 1982) показало, что первая к двум неделям жизни становится дефинитивной по ширине в отличие от теменной, которая достигает окончательных размеров только к месячному возрасту котенка. При этом если увеличение поперечника сенсомоторной коры происходит в основном за счет разрастания IV и V слоев, то в теменной прогрессивно увеличивается II слой. Авторы исследования полагают, что эти различия определяются функциональными особенностями исследуемых структур.

Электрофизиологическое исследование с помощью послойного отведения вызванных потенциалов (ВП) в поле 7 теменной коры на раздражение заднелатерального ядра (LP) таламуса позволило проследить этапы функционального включения различных ее слоев в процесс приема афферентной импульсации в зависимости от последовательности их морфологического созревания (Васильева, Зотова, 1984). Показано, что у 3-дневного котенка негативный ВП не меняет своего знака при послойной регистрации, к недельному возрасту отмечается значительное увеличение амплитуды негативного компонента и его инверсия на уровне V и VI слоев. К этому возрасту ширина V и VI слоев коры соответствует таковой у взрослых животных. При послойном анализе ВП 2—3-недельных котят фокус инверсии сдвигается к границе между II и III слоями. Только к 30-дневному возрасту, когда средние слои коры (II и III) становятся дефинитивными по ширине, увеличиваясь вдвое по сравнению с новорожденными животными, общий поперечник коры достигает окончательной величины. Изменения компонентов ВП при послойном отведении становятся аналогичными таковым у взрослых животных. Поверхностная позитивность инвертируется на уровне III и IV слоев, а поверхностная негативность — на границе II и III слоев. Полученные результаты показывают, что в период раннего постнатального онтогенеза параллельно с усложнением морфологической структуры теменной ассоциативной коры происходят изменения фазной конструкции ВП при послойном отведении, связанные, по-видимому, с последовательностью дифференцировки ее слоев.

Напротив, показано, что в коре мозжечка миелиновые волокна

появляются уже после дифференцировки клеток Пуркинье. Сходные отношения показаны в зрительной коре (Lund et al., 1984). Эти факты ставят под сомнение предположения о значительном влиянии афферентации на дифференцировку нейронов и цитоархитектонику иннервируемого центра. Вместе с тем факт более поздней дифференцировки внутренних слоев коры как будто бы противоречит этому утверждению. Нейроны II—IV слоев развиваются позже, так как их аксоны, формирующие до 70 % межнейронных синапсов в коре, прорастают поздно.

Остается нерешенным вопрос и о том, какому из полюсов синапса отдать предпочтение в формообразовании функционального соединения. Больше весомости, по-видимому, имеет точка зрения об индуцирующем влиянии пресинапса на постсинапс. Хорошо подтверждают это предположение опыты с посттравматической регенерацией пресинаптических аксонов. Прослеживая в динамике восстановление контактов между нейронами, удается четко наблюдать сначала образование неидентифицированных контактов между конусами роста регенерирующих аксонов и периферическими нейронами, затем увеличение числа синаптических везикул в окончании аксона и только после этого появление дифференцировок в постсинапсе. Следовательно, под влиянием тренировки и постоянного выброса медиатора формируется воспринимающая часть синапса.

Синаптогенез в коре головного мозга. Важнейшим моментом в развитии клеток является образование связей между ними. В настоящее время накоплено значительное количество данных, свидетельствующих о многообразии форм и размеров синапсов в центральной нервной системе, и прослежена динамика их развития в пре- и постнатальном онтогенезе и культуре ткани (Anker, Cragg, 1974; Максимова и др., 1979; Кокина, 1980). Образование первых синаптических контактов начинается, когда клеточные слои коры еще не сформированы и продолжается миграция клеток в поверхностные слои коры. Сначала восходящие из белого вещества волокна формируют синаптические контакты на клетках поверхностного и глубоких слоев, клетки которых устанавливают взаимные связи. Затем клетки средних слоев коры, мигрируя через слои уже сформированных клеток, вплетают в них свои аксоны и устанавливают синаптические контакты, а тело клетки продолжает свою миграцию после установления синаптического контакта и тянет за собой растущий аксон (Altman, 1970). И, наконец, образование синаптических контактов между близлежащими клетками определяется в основном их химическим сродством (Кокина, 1980).

Электронно-микроскопическое изучение развивающейся зрительной коры крысы позволило выявить первые синаптические контакты на 16-й день пренатального онтогенеза (Wolf, 1976). Они были найдены в краевой и пограничной зонах (между корковой пластинкой и промежуточной зоной). Эти синапсы всегда относились к аксодендритическому типу и локализовались на гори-

зонтальных стволах крупных дендритов. В пресинапсах первых оформившихся синапсов мало синаптических пузырьков и слабо выражены плотные выступы. Постсинаптическая полоска электронно-плотного вещества имеет вид тонкого слабо осмиофильного тяжа. Такие незрелые синапсы обнаруживаются во всех слоях коры головного мозга. На 17-й день пренатального развития крысы обнаружены синапсы в I слое. В глубоких слоях коры синапсы появляются не раньше 18—19-го дня. Все они построены по симметричному плану. Сразу после рождения значительно увеличивается количество асимметричных синапсов. Через 2 дня после рождения в I слое 23 %, а в VI слое 20 % симметричных синапсов. На 4-й день симметричные синапсы встречаются во всех слоях, а количество их к 14-му дню значительно больше, чем у взрослых. В ходе синаптогенеза прослеживается отчетливая послойная последовательность: сначала I слой, затем VI и позже II—V слои.

Плотность синапсов прогрессивно увеличивается. Процесс этот носит фазный характер: от 17-го до 20-го дня эмбриогенеза он протекает сравнительно медленно, а после рождения резко возрастает. Синапсы после рождения обнаруживаются также и на вертикально ориентированных дендритах, и не только на их стволах, но и на тонких ветвях, и на шипиках дендритов. Значительно увеличивается число аксосоматических синапсов. На 4-й день после рождения плотность синапсов в нижних слоях не только не увеличивалась, но даже уменьшалась, что, по-видимому, свидетельствует о значительной перестройке ранее образовавшихся межнейронных связей. На 8-й день наблюдается новое значительное нарастание плотности синапсов на корковых нейронах. Постепенно уменьшается различие в плотности синапсов по слоям коры, и к месяцу после рождения все параметры достигают дефинитивных характеристик.

Анализ формирования синапсов в коре свидетельствует о гетерохронии становления межнейронных связей по слоям коры (рис. 15). На стадии 17 дней пренатального развития в коре крысы наблюдались «свободные» постсинаптические уплотнения электронно-плотного вещества непосредственно возле поверхностных мембран дендритов. Возможно, что именно к этим местам подрастали окончания афферентных аксонов (Wolf, 1976; Garey, De Courten, 1983; Miller, Vogt, 1984). Пресинаптический полюс у таких асимметричных контактов формировался только после его прикрепления к постсинаптическому.

При изучении ультраструктуры сенсомоторной и зрительной коры на плодах кошек выявлено, что первые межнейронные контакты, характеризующиеся симметричным уплотнением контактирующих мембран (десмосомы), выявляются за 3 недели до рождения (Максимова и др., 1979), что по времени совпадает с появлением электрических реакций на афферентные раздражения. В этот период обнаружены как аксодендритные синапсы, так и дендро-дендритные межнейронные контакты.

Электронно-микроскопическое исследование сенсомоторной

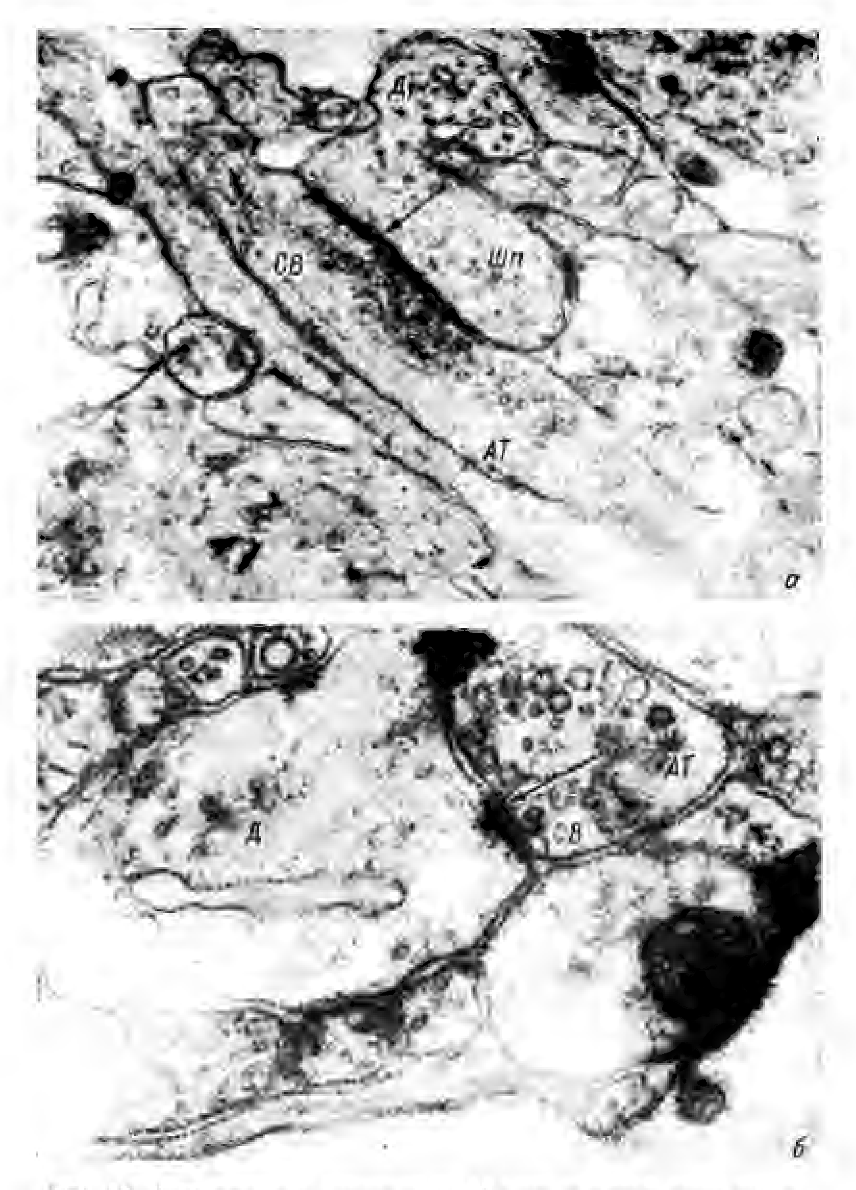


Рис. 15. Синаптические контакты во II слое теменной коры котят.

а — аксошипиковый синапс 7-дневного котенка (ув. 30 000) (свободная поверхность головки шипика — *Шп* — полностью занята зоной контакта с аксонной терминалью — АТ); *б* — аксодендритический синапс 10-дневного котенка (ув. 42 000) (в пресинапсе содержатся разные по величине синаптические везикулы — *СВ*). *Д* — дендрит. *Стрелками* отмечены синаптические контакты.

коры котят 1-го месяца жизни, проведенное Г. А. Толченовой, показало увеличение количества синаптических контактов в первую очередь в I и V слоях коры. Эти контакты в основном представлены аксодендритическими синапсами, менее дифференцированными, чем у взрослых кошек. Синаптические образования III слоя сенсомоторной коры у 3-дневного котенка отличаются незрелостью: много контактов десмосомного типа, в созревающих синапсах наблюдается большой разброс размеров и формы синаптических везикул. К 4—5-дневному возрасту количество синапсов прогрессивно увеличивается, но большинство из них обладает признаками незрелости, заключающимися в малом числе синаптических везикул, их диффузном распределении в пределах пресинаптической мембраны и в отсутствии постсинаптических уплотнений. Часто между дендритами и телами соседних клеток отмечаются контакты большой протяженности без элементов, указывающих на синаптическую дифференцировку.

Отличительной особенностью незрелой коры является наличие касательных контактов между растущими аксонами и дендритами (Максимова, 1979) и существование шипикоподобных выростов на телах пирамидных клеток (Толченова, Иманкулова, 1975), которые, вероятно, могут играть существенную роль во взаимодействии клеток на ранних стадиях развития коры. Поскольку после рождения резко увеличивается число асимметричных синапсов по сравнению с симметричными, высказано предположение о незрелом характере синапсов I типа и о постепенном их превращении в синапсы II типа (Wolf, 1976). Вследствие бурного образования аксошипиковых синапсов, формируемых главным образом аксонами локальных внутрикорковых нейронов, сразу же после рождения исчезают различия в плотности синапсов по слоям. Вполне возможно, что тип образующихся синапсов определяется постсинаптической дифференцировкой: в тех случаях, когда постсинаптическое окончание подрастает к той части дендрита, которая имеет «свободный постсинапс», образуется синапс I типа (асимметричный); если же пресинаптическое окончание устанавливает контакт с недифференцированной зоной — формируется синапс II типа (симметричный). Если справедлива везикулярная гипотеза о морфофункциональной дифференциации разных типов синапсов, то превращение синапсов II типа (тормозные) в синапсы I типа (возбуждающие) совершенно непонятно и не подтверждается физиологическими данными, которые должны были бы засвидетельствовать значительное превалирование процессов торможения над возбуждением до рождения и противоположное проявление функций после рождения. Современные представления о работе коры головного мозга в раннем онтогенезе скорее свидетельствуют об обратном.

По мере накопления сведений о тонком строении нервной системы на разных стадиях пре- и постнатального развития становятся все более явственными те значительные изменения, которые претерпевают нейроны и особенно связи между ними (Woolsey,

Anderson, 1979; Cummings, Stelzner, 1984). Диффузные, нечетко выраженные межнейронные связи перестраиваются и становятся специализированными. Дегенерация тел нейронов, их дендритов и аксонов в позднем пренатальном периоде чрезвычайно распространена. В больших масштабах ликвидируются «избыточные» и «лишние» связи и «запасные» нейроны. На ранних этапах развития могут устанавливаться и беспорядочные связи, закрепление которых происходит избирательно. Синапсы, не приобретающие функционального и приспособительного значения, подвергаются атрофии и дегенерации (Дьячкова, 1976а). Так, например, было показано, что в течение раннего постнатального периода происходит изменение распределения проекций некоторых клеток (Stanfield, 1984). При этом кортикальные нейроны теряют свои временные отростки аксона, параллельно развивая коллатерали к их окончательной мишени. К сожалению, сведения о перестройках нервной системы в раннем онтогенезе все еще носят характер казуистических, а предположения о значении этого феномена остаются на уровне догадок. Без сомнения, дальнейшие планомерные изучения процессов дегенерации и наверняка сопутствующих процессов регенерации (так называемый спраутинг) будут способствовать пониманию механизмов морфогенеза нервной системы.

В морфологических и физиологических исследованиях последнего времени сообщается о существовании «обратных» связей между нервными центрами. Таким образом, вышележащий центр может принимать участие в конструкции синаптических комплексов, с помощью которых возможно ограничение либо, наоборот, облегчение потока сенсорной информации.

Стало также очевидным, что межнейронные отношения в иерархии восходящего пути не сводится к простым релейным. В переключательных центрах найдены вставочные нейроны, с помощью которых осуществляются возвратное пре- или постсинаптическое торможение и модуляция афферентного потока импульсов через нервный центр. Для морфологического изучения афферентации объектов в настоящее время успешно используется пероксидазный метод. Изучение межнейронных отношений в релейных образованиях и «обратных» связей осуществляется с помощью комплекса методов, включающих световую и электронную микроскопию, гистохимию и метод дегенерации (Bisold, 1977; Chronwall, Wolf, 1981; Innocenti, 1982). Оно только начато и, по-видимому, станет важной задачей ближайшего будущего. В настоящее время отсутствуют сведения о становлении в онтогенезе центрифугальных связей и о синаптических комплексах. Корково-таламические пути развиваются очень рано в пренатальном онтогенезе. Так, у кошки уже к 45-му дню пренатального развития отмечены пути к таламическим ядрам (LP, CGL), к четверохолмию (CS) и даже к ядрам моста. Внутрикорковые межнейронные связи развиваются значительно позже, и только к моменту рождения и даже спустя некоторое время после рождения они достигают дефинитивного состояния. Указанные данные свидетельствуют о том, что все основные

афферентные и эфферентные корковые пути формируются задолго до рождения, но окончательный вид схема связей приобретает спустя некоторое время после рождения. У разных животных сроки формирования дефинитивных межнейронных отношений широко варьируют и, к сожалению, еще очень мало изучены. Проросшие таламические волокна образуют в коре первичные синаптические контакты. Процесс этот прогрессирует. В коре последовательно увеличивается количество афферентов, которые формируют все новые синапсы. Усложнение схемы связей обусловлено ее перестройкой, в основе которой лежит дегенерация первичных контактов (Mensah, 1978; O'Leary et al., 1981).

ДИНАМИКА ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОЗРЕВАНИЯ АССОЦИАТИВНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ

Развитие афферентных проекций фронтальной области коры. Характерной особенностью формирования афферентных входов во фронтальную область коры является раннее развитие соматических проекций. Одной из наиболее ранних реакций плодов млекопитающих является сосание, возникающее при стимуляции тригеминальных афферентов. Центральные структуры сосательной реакции, в состав которых входит ядро лицевого нерва, дифференцируются и развиваются в ранние сроки эмбрионального развития (Шулейкина, 1971; Раевская, 1979). Следствием этого является более раннее появление ВП на раздражение язычного нерва в орбитальной коре, чем ВП сенсомоторной коры на раздражение седалищного нерва, а функциональное созревание тригеминальной проекции сенсомоторной коры значительно опережает развитие проекционных зон передней и задней конечностей (Максимова, 1974). Такая внутрисистемная гетерохрония отмечена и при изучении созревания кожных и мышечных ветвей седалищного нерва у новорожденных кроликов (Егиазарян, 1976).

Исследования, проведенные на плодах овец (Persson, 1973) и кошек (Максимова, 1974, 1979), показали, что электрические реакции сенсомоторной коры на раздражение афферентных нервов возникают в начале второй половины внутриутробного развития. При этом ВП на раздражение афферентных нервов передней конечности появляются раньше, чем при раздражении нервов задних конечностей (Максимова, 1974). В более ранних исследованиях на новорожденных котятах показана отчетливо выраженная гетерохрония в созревании ВП от передних конечностей, участвующих в функциональной системе сосания, и от задних, не входящих в эту систему. У котят раннего периода жизни ВП сенсомоторной коры на стимуляцию передних лап по волновому составу сходны с таковыми у взрослых животных (Васильева, 1976). С возрастом происходит лишь сокращение латентного периода ответа и повышение его стабильности. Проекции задних конечностей формируются позже и медленнее, лишь на 8—10-й день жизни конфигурация ВП приобретает дефинитивную форму; существенное отста-

вание в изменении латентного периода этих ВП сохраняется до 4-й недели.

Анализ движений, осуществляемых котенком в течение первых недель жизни, позволяет сделать вывод о параллелизме в развитии набора движений и созревании сенсомоторной коры. Действительно, сразу после рождения двигательная активность животного связана главным образом с пищевым поведением. Она заключается в приближении к матери за счет загребающих движений передних конечностей, в то время как туловище и задние конечности подтягиваются пассивно. При осуществлении сосания совершаются активные движения передними лапами в районе материнского соска, по-видимому, стимулируя выделение молока. В конце 2-й и начале 3-й недели животные пытаются ходить, отрывая брюшко от земли, уже при некотором участии задних конечностей. Совершенствование двигательной активности происходит последовательно и заканчивается к концу 2-го месяца жизни.

При изучении электрических реакций сенсомоторной коры у котят 1-го месяца жизни было показано наличие как контра-, так и ипсилатеральных проекций при электрокожном раздражении конечностей (Васильева, 1976; Васильева, Александрова, 1976; Джавришвили, 1978), хотя в литературе имеются сведения о строго контралатеральном представительстве соматических проекций в соматосенсорной и моторной коре у однодневных котят (Rubel, 1971). В одном и том же полушарии регистрировались ВП на раздражение как контра-, так и ипсилатеральных передних и задних конечностей, что никогда не наблюдалось у взрослых кошек в тех же условиях эксперимента. ВП на раздражение ипсилатеральных конечностей, наиболее выраженные у котят недельного возраста, к 3—4-й неделям приобретали тенденцию к достоверному увеличению скрытого периода и уменьшению амплитуды (Васильева, 1976). Существование ипсилатеральных проекций в коре молодых животных на раздражение лап подтверждается регистрацией клеточных реакций при вне- и внутриклеточных отведениях (Ленков, Васильева, 1977, 1979; Lenkov, Vasilieva, 1983) (рис. 16).

Наличие широких рецептивных полей нейронов в раннем периоде онтогенеза является, по-видимому, отражением одной из стадий филогенетического развития. Высказывается предположение, что нейроны с широкими рецептивными полями являются филогенетически более примитивными, чем нейроны с узкими рецептивными полями. Большинство рано формирующихся в онтогенезе клеток глубоких слоев посткруциатной коры (m-нейроны, или Гольджи I) имеют широкие рецептивные поля и отвечают на раздражение всех четырех конечностей. Поверхностные нейроны (Sa-нейроны, или Гольджи II) развиваются позднее и обладают узкими рецептивными полями (Mann, 1979). Предполагается, что клетки типа Гольджи II позднее появляются и в филогенезе, а в процессе созревания сенсомоторной коры ответ нейрона на раздражение конечностей определяется взаимодействием этих

двух типов клеток. При этом Sa-нейроны могут оказывать как тормозное, так и возбуждающее влияние на m-нейроны. В итоге контралатеральный характер представительства соматической чувствительности во фронтальной коре, хорошо известный для взрослых животных, является следствием взаимодействия возбудительных и тормозных процессов, имеющих место на ранних стадиях развития. При этом, как полагают другие авторы (Батуев и др., 1976), не происходит морфологической редукции ипсилатеральных проекций, оказавшихся функционально избыточными, а в результате совершенствования тормозных процессов обеспечивается доминирование контралатеральных входов и маскировка ипсилатеральных. Согласно представлениям Орбели (1933), новые физиологические механизмы не замещают старые путем их уничтожения, а надстраиваются над ними и тормозят их проявление в нормальных условиях. Сохранение ипсилатеральных проекций у взрослых животных подтверждается рядом экспериментов, проведенных под хлоралозовым или виадриловым наркозом. Микроэлектрофоретическое введение антагониста тормозного медиатора — пикротоксина — в сенсомоторную кору 1.5—2-месячных котят вызывает широкое раскрытие рецептивных полей нейронов (Васильева и др., 1980).

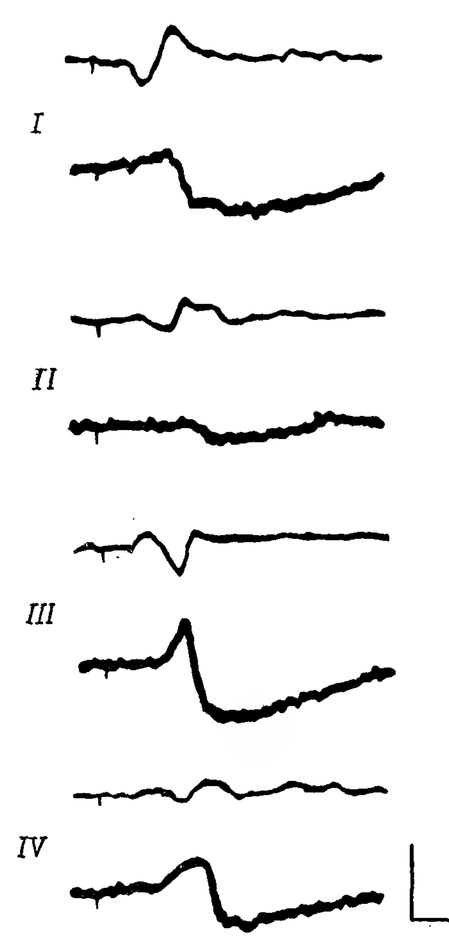


Рис. 16. Постсинаптические ответы нейрона сенсомоторной коры 11-дневного котенка на стимуляцию подошв всех конечностей (по: Ленков, Васильева, 1979).

I, *II* — стимуляция передней и задней контралатеральных лап; *III*, *IV* — стимуляция передней и задней ипсилатеральных лап. *На верхних лучах каждой пары записей* — ЭКоГ (позитивность *вниз*), *на нижних* — микроэлектродная регистрация. *Калибровка:* 5 мВ для микроэлектродных записей и 50 мкВ для макроэлектродных, 100 мс.

Так как развитие тормозных свойств в коре связывается с формированием некоторых типов звездчатых нейронов, существенный интерес представляет изучение динамики их развития в раннем

постнатальном периоде жизни. Показано, что в течение 1-го месяца жизни идет интенсивное развитие нейронов всех слоев сенсомоторной коры (Демьяненко, 1982; Batuev, Demianenko, 1983). Наиболее дифференцированными к моменту рождения являются пирамидные и звездчатые клетки глубоких слоев коры. От противоположных полюсов тел звездчатых клеток отходят многочисленные дендриты, на проксимальных участках которых видны варикозные утолщения и шипикоподобные выросты. Аксон имеет горизонтальные коллатерали, которые ветвятся вокруг клеточных тел пирамидных нейронов V слоя. К 2—3-недельному возрасту значительно разрастаются аксоны крупных широковетвистых звездчатых клеток III слоя, их терминали распределяются на апикальных и базальных дендритах соседних групп пирамидных клеток. Самые значительные изменения наблюдаются в развитии звездчатых клеток II слоя, так как у новорожденных котят они практически не дифференцированы, а к 4-недельному возрасту эти клетки приобретают сложную систему аксонных коллатералей и образуют синаптические контакты с соседними пучками апикальных дендритов. Полученные данные позволили предположить, что тормозные входы на пирамидные нейроны сенсомоторной коры формируются последовательно от сомы и проксимальной части апикальных дендритов к дистальным его участкам по мере дифференцировки звездчатых клеток.

Организация слухового и зрительного входов в сенсомоторную кору новорожденных животных изучена мало. Показано, что ВП на звуковую и световую стимуляцию в условиях нембуталового наркоза впервые регистрируются лишь на 8-й день жизни (Шихгасанова, 1982). ВП на звук имеют вид низкоамплитудного негативного колебания с латентным периодом 37.3±2.5 мс, величина которого достигает 22.7±0.9 мс к 2-недельному возрасту, когда в ответе регистрируется позитивный компонент, появление которого совпадает с открыванием наружных слуховых проходов. В отличие от взрослых животных у котят в течение первых 1.5 месяцев не выявлено избирательного характера реагирования сенсомоторной области коры на тональные посылки с частотами заполнения, соответствующими формантным частотам видоспецифических вокализаций (Куликов и др., 1980).

Вызванные потенциалы (ВП) на световую стимуляцию удается зарегистрировать не ранее недельного возраста. Они имеют очень длительный латентный период и лишь к концу 1-го месяца становятся близкими соответствующим параметрам ВП у взрослых животных. Приведенные результаты согласуются с данными других авторов, обнаруживших, что полисенсорность сенсомоторной коры проявляется не ранее 7—8-го дня жизни котенка (Добролюбов, Суворова, 1979).

Сравнительное изучение реакций нейронов сенсомоторной и орбитальной коры мозга у котят (Дьячкова, 1976б) на раздражение языка, латерального гипоталамуса и световой вспышкой показало, что уже с 4-го дня жизни в обеих зонах коры обнаруживаются

нейроны, реагирующие на все предъявляемые раздражители. При этом в орбитальной коре, играющей важную роль в организации пищевого поведения, количество нейронов, отвечающих на раздражение языка и гипоталамуса, в 2 раза превышает их число в сенсомоторной коре. Число нейронов, отвечающих на световой стимул во всех исследованных периодах, было бóльшим в сенсомоторной коре.

Формирование таламокортикальных проекций в сенсомоторную область коры. Основными источниками афферентных волокон, поступающих в сенсомоторную кору, являются вентробазальный комплекс (VB) и вентролатеральное ядро (VL) таламуса. Электрофизиологическими и морфологическими исследованиями установлено, что эти входы являются мощными и соматотопически организованными (Thompson et al., 1970; Strick, 1973; Asanuma, Fernandez, 1974).

В вентробазальном комплексе плодов кошек уже в середине пренатального периода выявляются лемнисковые афференты, образующие зачатки рисунка терминального нейропиля. Терминальные арборизации, образуемые лемнисковой афферентной системой, формируются в определенной последовательности, которая в свою очередь обусловливает определенную направленность функционального развития (Scheibel, Scheibel, 1972, Scheibel et al., 1976).

В VB таламуса новорожденного котенка можно наблюдать зрелые релейные таламокортикальные нейроны, имеющие небольшое число хорошо дифференцированных первичных и вторичных отростков. К 2-недельному возрасту клетки VB имеют признаки, характерные для взрослой клетки. Рисунок дендритных ветвлений сходен с таковым у взрослой кошки, хотя окончательное развитие дендритной системы завершается в течение первого постнатального месяца жизни. Уже на ранних стадиях онтогенеза формируется внутриталамическая система связей между специфическими и неспецифическими ядрами, позволяющая осуществлять полисенсорное взаимодействие на таламическом уровне (Scheibel, Scheibel, 1978).

К 43—45-му дням пренатального развития кошки в сенсомоторной коре обнаруживается большое число аксонов, восходящих из вентральных ядер таламуса (Wise et al., 1977). К 50—56-му дню эмбриогенеза дифференцируется VB, и можно уже отчетливо проследить его волокна к коре.

Электрическое раздражение VB, обеспечивающего проведение соматической импульсации к сенсомоторной коре, вызывает у новорожденных котят появление стабильно регистрированных позитивно-негативных ВП с латентным периодом 17—18 мс. К месячному возрасту величина скрытого периода становится аналогичной таковой у взрослых животных (Батуев и др., 1983). Такого же типа ВП возникают при раздражении VB у новорожденных кроликов и 3-дневных крыс (Verley, Axelrad, 1975; Verley, 1977). Их латентные периоды достигают окончательных величин уже к 10-дневному возрасту.

Анализ распределения меченых клеток в ядрах таламуса после введения пероксидазы хрена в сенсомоторную кору котят выявляет гетерохронность формирования таламофронтальной ассоциативной системы кошки в онтогенезе (Толченова, Шихгасанова 1979). У новорожденных животных (1—3 дня) отчетливо проявля-



Рис. 17. Меченные пероксидазой хрена нейроны после инъекций фермента в сенсомоторную и париетальную области.

а — в медиальной, *б* — в латеральной частях VB; *в* — в LP у котят первой возрастной группы (1—3 дня). Об. 20, ок. 10.

ются проекции в кору вентробазального комплекса ядер (рис. 17). При этом в латеральной его части (VPL) в отличие от медиальной (VPM) обнаруживается большое число клеток, посылающих свои аксоны в эту область. У котят 9—10-дневного возраста происходит увеличение числа меченых клеток в медиальной части этого комплекса, что свидетельствует об интенсивном подрастании афферентов от VPM к сенсомоторной коре. VPM, особенно его вентральная часть, является филогенетически наиболее древней

частью VB и хорошо выражена у амфибий. Филогенетический возраст VPL определяет, по-видимому, его более раннее созревание в онтогенезе. Это делает вероятным предположение, что рано созревающая часть VPL посылает в кору новорожденных самые первые афферентные волокна (Ата-Мурадова, 1980).

В первые дни жизни формируется проекция из VPM, хотя в этой части VB у новорожденных наблюдается небольшое число меченых клеток и сравнительно малое количество гранул продукта реакции. Эта часть ядра является зоной проекции передней конечности и волокон тройничного нерва. Формирование проекций последнего в сенсомоторную кору опережает у кошек созревание проекционных зон передней и задней конечностей (Максимова, 1974), которые в свою очередь достигают высокой степени зрелости уже в пренатальном периоде развития.

Более позднее созревание проекций VB в кору показано у мышей и крыс (Kristt, 1983). С помощью двух гистохимических методов (аксонального ретроградного транспорта пероксидазы хрена и ацетилхолиностеразы) выявлено наличие путей от VB к сенсомоторной коре к 3—4-му дню у крыс и к 7—9-му дню у мышей. Автор исследования отмечает более интенсивное окрашивание VPL по сравнению с VPM у крыс в период от 3-го до 16-го дня.

В возрасте от 1 до 3 дней были обнаружены также меченые клетки в дорсомедиальном ядре (MD) и незначительное число окрашенных клеток в центральном латеральном (CL) и центральном медиальном (CM) ядрах (Толченова, Шихгасанова, 1979). Лишь к 3-недельному возрасту выявляются меченые клетки в VL (рис. 18). Именно в этот период в сенсомоторной коре регистрируются ВП на раздражение VL, характерные по конфигурации для взрослого животного и близкие им по величине латентного периода (Васильева, Шихгасанова, 1980). На основании анализа афферентных и эфферентных связей VL у взрослых животных высказывается предположение, что основная функция этого ядра состоит в переключении мозжечковой импульсации к сенсомоторной коре. Наличие мозжечковой проекции к VL предполагает высокоспециализированную его функцию в двигательном поведении.

По-видимому, мозжечково-таламокортикальная система, одним из звеньев которой является VL, формируется в более позднем периоде постнатального онтогенеза. С развитием этой системы начинают осуществляться такие комплексные двигательные акты, как регуляция позы стояния на четырех конечностях, ходьба по перекладине и бегство от болевого раздражителя. Реакция на опору, существующая с момента рождения котенка, становится наиболее точной к 55—65-му дню (Amassian, Ross, 1978), ее развитие зависит не только от созревания сенсомоторной коры, но и от формирования проекционной системы VL—VA. Значительные изменения в двигательном поведении могут быть обусловлены

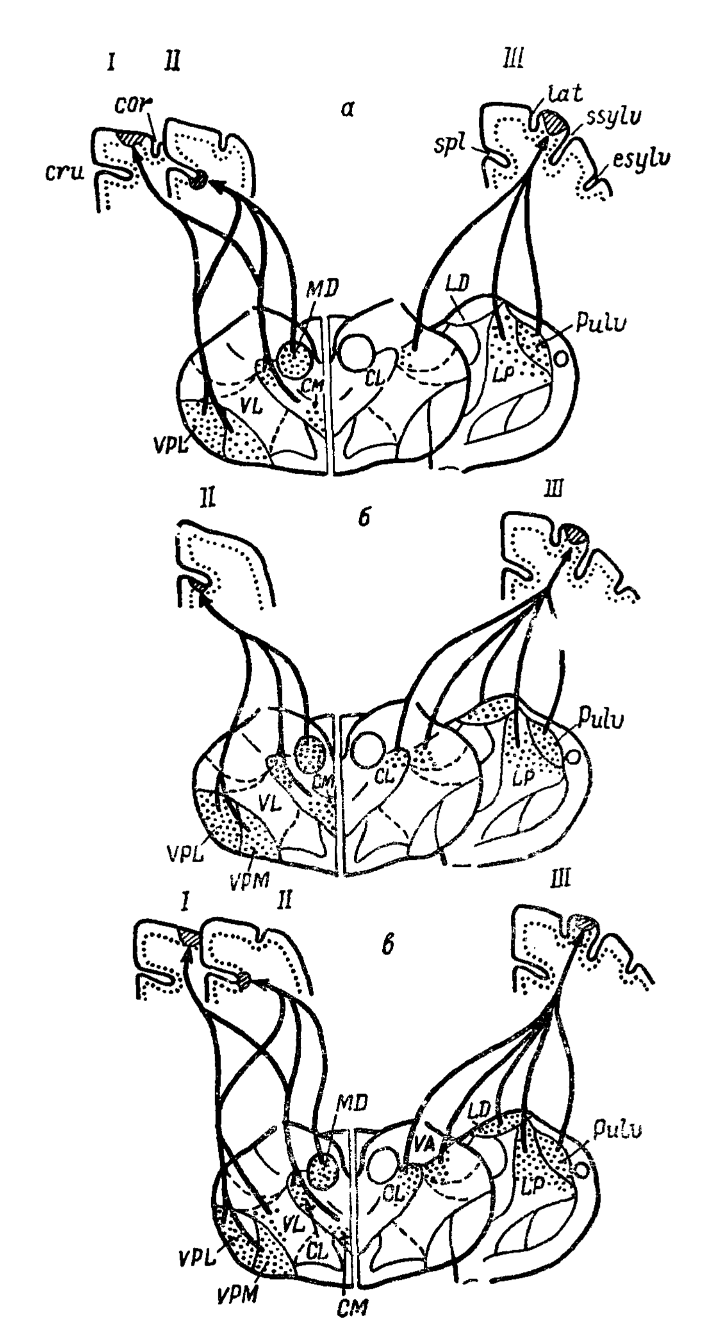


Рис. 18. Схема таламокортикальных связей ассоциативных систем мозга у котят 1-го месяца жизни.

Показана *локализация нейронов, меченных пероксидазой хрена, в ядрах таламуса после* инъекций фермента в сенсомоторную (*I*, *II*) и париетальную (*III*) области коры мозга у котят трех возрастных групп: *а* — первой (1—3 дня после рождения), *б* — второй (9—12 дней), *в* — третьей (21—30 дней). *cor* — коронарная, *cru* — крестовидная, *lat* — латеральная, *spl* — сплениальная, *ssylv* — супрасильвиевая и *esylv* — эктосильвиевая борозды. *Остальные обозначения* см. в тексте.

включением мозжечково-таламокортикальной системы в координацию двигательных реакций организма.

Формирование эфферентных связей сенсомоторной области коры. Изучение эфферентной функции сенсомоторной коры у щенков (Gorska, 1974; Gorska, Czarkowska, 1978) показало, что раздражение сенсомоторной коры начиная с первого дня жизни и до конца третьей недели вызывает движения передних и задних конечностей одновременно. С 4-й недели раздражение зон коры, соответствующих проекции передних и задних конечностей, начинает вызывать контралатеральные движения левых и правых конечностей соответственно.

Что касается данных по изучению формирования эфферентных связей сенсомоторной коры, то они являются достаточно противоречивыми. Одни авторы (Huttenlocher, 1970) считают, что сразу после рождения можно получить движения различных частей тела на стимуляцию перикруциатной коры, хотя аксоны клеток пирамидного тракта еще не миелинизированы и скорость проведения в волокнах пирамидного тракта медленно изменяется в течение первых двух недель, с 4—5-й недели начинает быстро увеличиваться и достигает взрослых значений к 3—5 месяцам. Другие авторы (Bruce, Tatton, 1978, 1980) показывают неэффективность моторного кортикального выхода при микростимуляции моторной коры до 37—45-дневного возраста котят. Ответы нейронов сенсомоторной коры хотя и обнаруживаются около 9-го постнатального дня, но достигают дефинитивных значений к 55—65-дневному возрасту, т. е. после формирования эфферентных связей. Эти авторы приводят наблюдения, согласно которым моторные функции, требующие для своего осуществления обратной связи, не могут реализоваться раньше этого времени. Большинство структур, связанных с организацией точных движений, таких как моторная кора, мозжечок и базальные ганглии, завершают свое развитие между 40-м и 60-м днем (Dacey, Willace, 1974). Например, такое специфическое поведение, как реакция на опору, существует с момента рождения (Fox, 1970), но ее совершенствование совпадает с завершением развития афферентных и эфферентных входов сенсомоторной коры (Amassian, Ross, 1978).

Функциональное созревание афферентных проекций в теменную ассоциативную кору. У неонатальных котят клетки теменной коры преимущественно чувствительны к зрительным раздражителям, с возрастом увеличивается число нейронов, отвечающих на слуховые и соматические стимулы (Mayers et al., 1976). Уже у 8-дневных котят 95 % исследованных клеток отвечают на зрительный стимул, что соответствует числу таких клеток у взрослых животных. В отличие от этого количество клеток, реагирующих на звуковое раздражение, увеличивается от 33 до 96 % в период от недельного до месячного возраста. Увеличение числа клеток, отвечающих на стимуляцию передней контралатеральной конечности, происходит медленно, начиная от 6 % у 8—10-дневных котят до 89 % у 49—50-дневных. С возрастом происходит отчетливое уменьшение

мономодальных и увеличение полимодальных клеток. Развитие полисенсорности клеток теменной коры наблюдается как раз в тот период, когда происходит усложнение поведенческого репертуара кошек, включая зрительно-исследовательское и игровое поведение. По данным других авторов (Добролюбов, 1976; Добролюбов, Суворова, 1979), полисенсорные нейроны в теменной коре регистрируются на 9—11-й день, а поляризация коры анодом постоянного тока вызывает их более раннее появление. Такой эффект поляризации связывается с незрелостью корковых клеток, а не других звеньев афферентной системы.

Самые ранние ВП на световую вспышку в теменной коре котенка удалось зарегистрировать на 3—4-й постнатальный день, а на звук на 5-й день (Шихгасанова, 1982). Различия в сроках появления ответов на раздражения разной модальности могут быть обусловлены двумя причинами: во-первых, у молодых животных поиск нейронов, особенно фоновоактивных, весьма затруднен вследствие нестабильности и большой утомляемости при повторной стимуляции; во-вторых, для незрелых нейронов характерно затяжное развитие постсинаптической деполяризации и как следствие этого нестабильность по латентному периоду, а часто и отсутствие потенциала действия в ответе на раздражитель (Ленков, Васильева, 1977). Вероятно, это позволяет при регистрации ВП раньше выявить полисенсорные свойства ассоциативных областей коры.

Наиболее критическим этапом формирования зрительных ВП в теменной коре является период прозревания (7—8 дней), когда в ответе появляется и быстро увеличивается по амплитуде начальный позитивный компонент ответа, а латентный период сокращается от 160 до 20 мс. Более поздние изменения характеристик ВП заключаются в еще большем сокращении его скрытого периода и увеличении стабильности появления ВП при повторной стимуляции. Динамика изменений параметров ВП, регистрируемых на звуковой стимул, сходна с таковой в сенсомоторной коре, хотя его появление в теменной зарегистрировано на несколько дней раньше (Шихгасанова, 1982). ВП на стимуляцию передней контралатеральной конечности представляют собой нестабильные по форме низкоамплитудные потенциалы, которые к месячному возрасту практически не регистрируются под нембуталовым наркозом.

Формирование таламических проекций в теменную ассоциативную кору. Использование метода ретроградного аксонального транспорта пероксидазы хрена позволило выявить меченые клетки в подушечном (Pulv.), заднелатеральном (LP) и переднем вентральном (VA) ядрах таламуса после микроинъекций в поле 7 у новорожденных котят (Толченова, Шихгасанова, 1981). Количество меченых клеток и интенсивность их окраски заметно увеличивались в процессе постнатального развития. У котят 9—12-дневного возраста помимо названных ядер меченые клетки обнаружены также в верхней части дорсолатерального (LD) и центральном латеральном (CL) ядрах таламуса. Таким образом, при изучении

становления входов от таламических ядер в теменную кору обнаруживается гетерохронность этого процесса.

Наличие меченых клеток в Pulv., LP и VA дает основание считать, что проекции этих ядер в теменную область коры имеются уже в первый день жизни котят, когда как LD и CL формируют свои проекции несколько позже — к 9—10-му дню постнатального развития.

Электрическая стимуляция LP уже у 3-дневных котят вызывает появление позитивно-негативных ВП только в теменной коре. С недельного возраста ВП широко регистрируются по всей поверхности коры. Значительное сокращение латентного периода ВП, наблюдаемое с возрастом в теменной коре, свидетельствует о функциональном созревании проекции этого ядра таламуса в париетальную кору (Васильева, Шихгасанова, 1980). Аналогичная динамика изменений электрических реакций на стимуляцию LP наблюдалась в затылочной и височной областях, куда, по литературным данным, это ядро имеет прямые проекции у взрослых животных (Васильева, 1971; Graybiel, 1972).

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ УРОВНЯ РАЗВИТИЯ АССОЦИАТИВНЫХ СИСТЕМ МОЗГА

В настоящее время убедительно доказано, что у животных разного уровня филогенетического развития способность к синтезу разномодальных раздражителей тесно коррелирует со степенью развития ассоциативных систем мозга.

Согласно поведенческим исследованиям на взрослых кошках таламофронтальная ассоциативная система играет ведущую роль в интеграции разномодальных стимулов (Батуев, 1970). Экстирпация сенсомоторной коры приводит к утрате способности к дифференцированию разномодального комплексного сигнала от его компонентов. Двусторонняя электролитическая коагуляция MD, являющегося компонентом таламофронтальной ассоциативной системы, не оказывает влияния на выработку положительного условного рефлекса на комплексный раздражитель, но нарушает дифференцирование компонентов комплексного сигнала (Васильева, 1970). После удаления теменной коры или частичной коагуляции комплекса латеральных ядер таламуса, входящих в таламопариетальную ассоциативную систему, отмечено значительное нарушение дифференцирования компонентов комплексного сигнала. Аналогичная операция не отражалась на проявлении ранее выработанных рефлексов на зрительно-слуховой комплексный сигнал.

В отличие от взрослых животных у котят удаление в месячном возрасте ростральных отделов коры не приводит к необратимым нарушениям межсенсорного синтеза. Это свидетельствует о том, что в раннем постнатальном периоде процессы межсенсорной интеграции могут обеспечиваться деятельностью других образований мозга, что согласуется с точкой зрения других авторов (Добролюбов, Швачкина, 1979), полагающих, что на разных стадиях онто-

генеза, так же как и в филогенезе низших позвоночных (Карамян, 1976), каждая из корковых областей функционирует относительно автономно, а затем межсенсорное взаимодействие начинает осуществляться в ассоциативных областях коры.

К месячному возрасту у котят формируются такие поведенческие реакции, как зрительная оценка края поверхности, фиксация и следование взора за движущимся объектом, реакция зрительно-контролируемого местоположения передних конечностей при спускании животного вниз и другие (Elberger, 1982).

Совокупность результатов морфофизиологических исследований, приведенных выше, свидетельствуют о достаточной степени зрелости ассоциативных систем мозга у котят этого же возрастного периода. Сведения относительно характера выработки условного рефлекса на разномодальный комплексный раздражитель у котят раннего периода жизни в литературе отсутствуют.

Так как формирование условных рефлексов на комплексный сигнал является традиционным поведенческим тестом для оценки уровня развития ассоциативных систем мозга в филогенетическом ряду млекопитающих и в онтогенетических исследованиях (Батуев, 1970), на животных 2-го и 3-го месяцев жизни была проведена серия экспериментов по выработке условных рефлексов на зрительно-слуховой комплексный сигнал (Васильева, Черенкова, 1983).

Полученные результаты свидетельствуют о способности молодых животных к синтезу разномодальных сигналов. При этом скорость выработки положительной условной реакции на комплексный раздражитель мало отличалась у котят и взрослых кошек. Введение дифференцировочных сигналов не оказывало значительного влияния на уровень положительных условных реакций. Время угашения реакции на неподкрепляемые компоненты комплекса различалось у котят 2-го и 3-го месяца жизни и взрослых животных. У котят младшей группы скорость угашения реакции на компоненты комплекса была наиболее низкой (рис. 19).

У котенка 3-го месяца жизни торможение реакций на компоненты комплекса вырабатывалось быстрее, чем у взрослых животных, что, по-видимому, свидетельствует о прогрессивном развитии процессов внутреннего торможения у котят этого возраста. Полученный факт согласуется с данными о запаздывании формирования тормозных процессов в онтогенезе и о существовании у молодых животных периода экзальтации, который характеризуется повышенной реактивностью нервной системы к внешним воздействиям (Образцова, 1964).

Отмечается разная скорость угашения на световой и звуковой компоненты комплекса в зависимости от возраста животных. Так, если у котенка 3-го месяца жизни и взрослого животного реакции на световой компонент тормозились быстрее, чем на звуковой, то у котят до двухмесячного возраста наблюдалась обратная картина. Реакции на световой компонент угасали очень медленно; в первых опытах требовалось 17—20 применений стимула для пол-

ного угашения реакции. Торможение на звуковой стимул развивалось после 3—8 сочетаний. У одного из котят младшей группы (самки) начиная с 3-й недели тренировки число тормозных реакций на свет начинало достоверно превышать аналогичные реакции на звук, т. е. динамика выработки дифференцирования компонентов комплекса становилась сходной с таковой у котенка 3-го месяца жизни.

Одно из возможных объяснений этого факта может быть основано на электрофизиологических данных о более раннем формировании стабильных реакций клеток у самок, что связывается с их более быстрым развитием и большей подвижностью (Mayers et al., 1976).

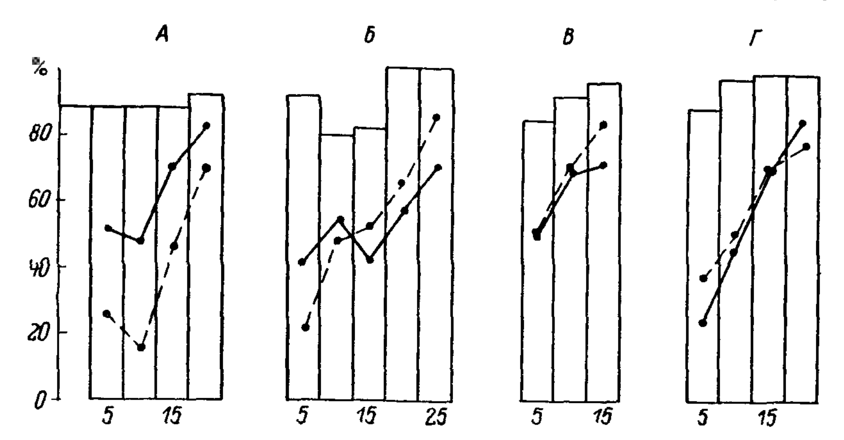


Рис. 19. Динамика выработки условных рефлексов на зрительно-слуховой комплекс у котят 2-го (*А*, *Б*) и 3-го (*В*) месяцев жизни и у взрослых кошек (*Г*) (по: Васильева, Черенкова, 1983).

По оси ординат — процент правильных реакций за 5 опытов. *Столбики* — положительный условный рефлекс на комплекс (на *Г* приведены усредненные данные по трем взрослым кошкам); *цифры под столбиками* — недели опытов; *сплошная линия* — динамика угашения реакции на звуковой компонент, *прерывистая* — динамика угашения реакции на световой компонент.

Изменения соотношений тормозных реакций на световой и звуковой стимулы с возрастом может свидетельствовать о том, что с двухмесячного возраста у котят не только развиваются процессы, лежащие в основе внутреннего торможения, но и изменяется значимость сенсорных входов. Изменение значимости сенсорных входов в процессе постнатального онтогенеза кошки показано в работах В. С. Лущекина (Лущекин, 1982; Лущекин, Шулейкина, 1982), в которых при изучении так называемой хоминговой ориентации отмечается последовательная смена ведущей роли обонятельных, звуковых и зрительных сигналов в течение 1-го месяца жизни котят.

Исходя из литературных данных об ассоциативных структурах мозга как одном из основных субстратов для осуществления гетеросенсорного взаимодействия у высших млекопитающих (Батуев,

1981), можно сказать, что динамика формирования условных рефлексов на комплексные раздражители у котят свидетельствует о том, что несмотря на раннее формирование ассоциативных систем мозга в процессе индивидуального развития кошки (Толченова, Шихгасанова, 1979; 1981; Васильева, Шихгасанова, 1980; Шихгасанова, 1982) их окончательное созревание происходит в течение довольно длительного постнатального периода и заканчивается между 2-м и 3-м месяцем жизни.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ результатов изучения динамики онтогенетического развития коры головного мозга указывает на то, что за сравнительно короткий промежуток времени, охватывающий конец пренатального и ранний постнатальный периоды, происходят значительные изменения структуры и функции нервного аппарата. Особенно интенсивно в это время происходит рост отростков нейронов, которые образуют все новые и новые синаптические контакты в коре головного мозга (0.5 млн. новых синапсов в секунду!). Показано, что наиболее значимым фактором в становлении дефинитивной нервной системы является формирование определенных схем связей между нейронами, их комплексами и нервными центрами. Этим объясняется повышенное внимание к изучению становления синаптических связей современной неврологии (Parnavelas, Uylings, 1980; White, Rock, 1980; Meger, Albus, 1983; Westrum et al., 1983). И если раньше усилия нейрогистологов направлялись главным образом на изучение цитоархитектоники и особенностей стратификации коры головного мозга, то теперь внимание в значительной мере переключилось на исследование формирования связей между нейронами. Именно такие данные оказались наиболее значимыми для объяснения процессов морфогенеза. Следует отметить, что если определение количества слоев и особенно подслоев в дефинитивной коре затруднительно и, по данным разных авторов, часто не совпадает, то в развивающейся коре сделать это еще труднее и неопределенность здесь еще выше.

Следует учитывать, что корковые нейроны являются конечным звеном афферентного пути в нервной системе, они учитывают и подытоживают всю совокупность влияний и импульсов, стекающихся к ним из конвергирующих путей (Ухтомский, 1978). Чем шире афферентное снабжение данного участка коры головного мозга и чем больше конвергенция аксонов на нейрон, тем больше и полнее их интегративные возможности. Для морфологического анализа при этом первостепенное значение приобретает выяснение природы (и химизма) афферентов. К моменту рождения как зрело-, так и незрелорождающихся млекопитающих процесс морфогенеза коры головного мозга не закончен. Но если у зрелорождающихся животных нервный аппарат в своей основе уже достиг дефинитивного состояния и только в деталях отличается от него, то у незрелорождающихся животных он выглядит недоразвитым и ему еще

предстоит пройти значительный путь морфогенеза. Различия в сроках формирования нервного аппарата и степени его зрелости у разных животных очень четко коррелируют с различиями в появлении у них после рождения ориентированной реакции и в уровне условнорефлекторной деятельности.

На уровне современных знаний о последовательности формирования различных сенсорных систем не подлежит сомнению, что процесс созревания мозговых структур подчинен системным закономерностям, начиная с самых первых стадий эмбриогенеза. Детальное изучение динамики формирования ассоциативных систем мозга обнаруживает гетерохронность этого процесса, что, по-видимому, обусловлено включением отдельных звеньев таламокортикальных систем в разные функциональные системы, последовательность созревания которых определяется их необходимостью для осуществления жизненно важных функций новорожденного животного.

Согласно концепции системогенеза, сформулированной П. К. Анохиным (1968), неравномерность созревания нервных элементов и связей между ними объясняется их временно́й дисперсией в формировании функциональных систем. В свою очередь гетерохронность созревания систем определяется их значимостью для выживания организма, особенно в критический период жизни, когда новорожденное животное вступает в непосредственное соприкосновение с окружающей средой. Одними из первых начинают функционировать соматические афферентные системы конечностей и морды. Структурные и функциональные характеристики вентробазального комплекса ядер таламуса, обеспечивающего проведение соматической импульсации к сенсомоторной коре, показывают, что его связи с корой начинают формироваться еще до рождения. Например, кортикальные проекции вентролатерального ядра, входящего в мозжечково-таламокортикальную систему, появляются к 3-недельному возрасту, когда начинают осуществляться и постепенно совершенствоваться сложные двигательные реакции животного, такие как стояние на 4 лапах, переход по перекладине, прицельные прыжки и другие.

В ядрах таламуса (MD, Pulv., LP), относимых по всем современным классификациям к ассоциативным и имеющих прямые проекции в кору больших полушарий уже у новорожденных котят, отмечается большая плотность меченых клеток в этот период (Толченова, Шихгасанова, 1979, 1981). В отличие от этого в неспецифических ядрах (CM, CL) у новорожденных животных выявляется незначительное число меченых клеток, а их увеличение происходит после 9—10-дневного возраста, в то время как в ассоциативных ядрах максимальное увеличение меченых клеток наблюдается в первую неделю жизни (Шихгасанова, 1982). Анализ морфологического созревания таламуса у котят свидетельствует о более быстром структурном развитии неспецифических ядер по сравнению с другими таламическими ядрами (Scheibel, Scheibel, 1978). Таламокортикальные аксоны интраламинарной группы ядер

проникают в кору мозга к рождению, но их синаптические контакты с дендритами не обнаруживаются до 7—10-дневного возраста. Наличие у молодых животных мощной системы связей ядер неспецифической группы с вентральной группой ядер таламуса (VPL, VPM, VA—VL) позволило некоторым исследователям выдвинуть предположение о том, что основная функциональная роль неспецифических ядер таламуса у высших млекопитающих состоит в контроле внутриталамической активности (Anderson, Manson, 1971; Anderson et al., 1971), а модулирующее влияние на кортикальные процессы они оказывают в основном посредством воздействия на таламические ядра.

Можно предположить, что в процессе эволюции диффузные проекции неспецифической системы к коре больших полушарий все более утрачивают свое функциональное значение за счет возрастания значимости связей с эволюционно более молодыми образованиями, такими как ассоциативные. Последние, несмотря на более позднее появление в процессе эволюции, формируют таламокортикальные связи быстрее, чем эволюционно более древние неспецифические структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Анохин П. К. Биология и нейрофизиологи условного рефлекса. М., 1968. 547 с.

Ата-Мурадова Ф. А. Развивающийся мозг: системный анализ. М., 1980. 292 с.

Бабминдра В. П., Брагина Т. А. Структурные основы межнейронной интеграции. Л., 1982. 164 с.

Батуев А. С. Функция двигательного анализатора. Л., 1970. 224 с.

Батуев А. С. Закономерности эволюции интегративной деятельности мозга млекопитающих. — В кн.: Эволюционная физиология. Ч. I. Л. 1979, с. 146—196 (Руководство по физиологии).

Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.

Батуев А. С., Васильева Л. А., Ленков Д. Н. Онтогенетические закономерности созревания соматических входов во фронтальную кору головного мозга кошек. — В кн.: Развитие общей теории функциональных систем. Системогенез. М., 1976, с. 19—27.

(*Батуев А. С., Демьяненко Г. П.*) *Batuev A. S., Demianenko G. P.* Stellate cells differentiate successively in the cat sensorimotor cortex during early postnatal ontogeny. — Neurosci. Lett., 1983, vol. 38, p. 11—15.

Батуев А. С., Куликов Г. А., Васильева Л. А., Соколова Н. Н., Клименко В. Ю. «Ключевые» сигналы, гетеросенсорное взаимодействие и поведение. — В кн.: Сенсорные системы. Л., 1983, с. 35—58.

Брагина Т. А. Ультраструктура синапсов на начальном сегменте аксона пирамидного нейрона. — Арх. анат. 1983, т. 85, № 10, с. 17—24.

Васильева Л. А. О роли некоторых ассоциативных ядер таламуса в формировании условных рефлексов на одновременный комплекс у кошек. — Журн. высш. нерв. деят., 1970, т. 20, с. 1182—1189.

Васильева Л. А. Кортикальные проекции дорзомедиального и заднелатерального ядер таламуса. — Журн. высш. нерв. деят., 1971, т. 21, с. 585—591.

Васильева Л. А. Особенности формирования гетеровалентных соматических входов в двигательную область коры у котят. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1976, т. 12, с. 93—100.

Васильева Л. А., Александрова И. И. Формирование соматических кортикаль-

ных проекций в онтогенезе у кошек. — Биол. науки, 1976, № 10, с. 61—68.
Васильева Л. А., Александров А. А., Батуев А. С. Действие вероятных синаптических медиаторов и их антагонистов на нейроны сенсомоторной коры мозга кошки в раннем постнатальном онтогенезе. — В кн.: Адаптивные функции головного мозга: Тез. докл. Баку, 1980, с. 39—40.
Васильева Л. А., Зотова Е. Г. Вызванные потенциалы теменной коры на раздражение заднелатерального ядра таламуса у котят разного возраста. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1984, т. 20, с. 523—528.
Васильева Л. А., Черенкова Л. В. Формирование условных рефлексов на комплексный раздражитель у кошек в раннем онтогенезе. — Журн. высш. нерв. деят., 1983, т. 33, с. 1054—1058.
Васильева Л. А., Шихгасанова И. Ш. Электрофизиологическое изучение таламокортикальных связей в раннем постнатальном онтогенезе у кошки. — Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, с. 1765—1771.
Демьяненко Г. П. Последовательность дифференцировки звездчатых нейронов сенсомоторной коры мозга кошки в раннем постнатальном онтогенезе. — ДАН СССР, 1982, т. 262, с. 716—718.
Джавришвили Т. Д. Электрическая активность развивающегося мозга. Тбилиси, 1978. 153 с.
Добролюбов В. Ю. Формирование нейрональной активности ассоциативной области коры у кошек в онтогенезе. — Журн. высш. нерв. деят., 1976, т. 26, с. 1050—1057.
Добролюбов В. Ю., Суворов Н. Н. Ранний постнатальный онтогенез неокортикальных полей у кошек. — В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М., 1979, с. 144—158.
Добролюбов В. Ю., Швачкина М. Т. Характер созревания вызванных потенциалов на разномодальные стимулы в проекционных и ассоциативных областях неокортекса у кошек в онтогенезе. — В кн.: 13-й съезд Всесоюз. физиол. об-ва: Тез. докл. Алма-Ата, 1979, т. 2, с. 106.
Дьячкова Г. И. Особенности реакций нейронов сенсомоторной и орбитальной коры мозга котят. — Физиол. журн. СССР, 1976а, т. 62, с. 1567—1571.
Дьячкова Л. Н. Эльтраструктурные особенности синаптогенеза как возможные критерии избирательного созревания и структурных преобразований функциональных систем. — В кн.: Развитие общей теории функциональных систем. Системогенез. М., 1976б, с. 35.
Егиазарян Г. Г. Сравнительный анализ созревания периферических путей проведения афферентной импульсации от мышечных и кожных рецепторов к сенсомоторной коре в раннем онтогенезе кролика. — В кн.: Развитие общей теории функциональных систем. Системогенез. М., 1976, с. 25—26.
Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970. 304 с.
Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976. 254 с.
Клишов А. А. Гистогенез и регенерация тканей. Л., 1984. 230 с.
Кокина Н. Н. Системная детерминация нейрогенеза. — В кн.: Системогенез. М., 1980, с. 26—59.
Куликов Г. А., Васильева Л. А., Мох В. П. Вызванные потенциалы заднего двухолмия, слуховой и сенсомоторной областей коры мозга котят на тональные стимулы. — Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, с. 305—315.
Ленков Д. Н., Васильева Л. А. Особенности торможения в сенсомоторной коре у котят. — Нейрофизиология, 1977, т. 9, с. 227—231.
Ленков Д. Н., Васильева Л. А. Формирование синаптических процессов в сенсомоторной коре у котят. — В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М., 1979, с. 110—125.
(*Ленков Д. Н., Васильева Л. А.*) *Lenkov D. N., Vasilieva L. A.* Development of bilateral somesthetic input into the pericruciate cortex of kittens: Postsynaptic and evoked potentials. — J. Nenrosci. Res., 1983, vol. 9, p. 11—20.
Лущекин В. С. Влияние зрительной и обонятельной депривации на акустически направляемую хоминговую ориентацию котенка. — Журн. высш. нерв. деят., 1982, т. 32, с. 553—555.

Лущекин В. С., Шулейкина К. В. Соотношение типов сенсорного ориентирования в поведении котенка. — В кн.: Новые исследования по возрастной физиологии. М., 1982, т. 19, с. 13—17.
Максимова Е. В. Формирование вызванных потенциалов сенсомоторной коры кошек в пренатальном онтогенезе. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 370—377.
Максимова Е. В. Функциональное созревание неокортекса в пренатальном онтогенезе. М., 1979. 144 с.
Максимова Е. В., Дьячкова Л. Н., Максимова Л. Н. Электрофизиологический и ультраструктурный анализ созревания неокортекса кошки в пренатальном онтогенезе. — В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М., 1979, с. 42—61.
Образцова Г. А. Вопросы онтогенеза высшей нервной деятельности. М.; Л., 1964. 202 с.
Орбели Л. А. (1933). Вопросы эволюционной физиологии. — Избр. труды. М.; Л., 1961, т. 1. 456 с.
Оленев С. Н. Развивающийся мозг. Л., 1978. 212 с.
Поляков Г. И. Основы систематики нейронов новой коры большого мозга. М., 1973. 308 с.
Раевская О. С. Электрофизиологическая характеристика созревания ядер лицевого нерва. — В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М., 1979, с. 171—187.
Сутулова Н. С. Пространственная организация нейронов спинного мозга в пренатальном онтогенезе человека. — В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М., 1979, с. 61—67.
Толченова Г. А., Зотова Е. Г. Изменение ширины коры в течение раннего постнатального онтогенеза у кошки. — В кн.: Матер. VIII совещ. по эволюц. физиологии. Л., 1982, с. 295.
Толченова Г. А., Иманкулова Ч. С. Внутрикорковые связи ассоциативных областей коры мозга кошки в постнатальном онтогенезе. — В кн.: Функционально-структурные основы системной деятельности и механизмы пластичности мозга. М., 1975, вып. 4, с. 375—377.
Толченова Г. А., Шихгасанова И. Ш. Таламокортикальные связи сенсомоторной коры котят, выявленные пероксидазным методом. — ДАН СССР, 1979, т. 246, с. 1271—1274.
Толченова Г. А., Шихгасанова И. Ш. Использование метода ретроградного аксонального транспорта пероксидазы хрена для выявления таламических входов в теменную кору мозга в онтогенезе. — В кн.: Аксонный транспорт веществ в системах мозга. Киев, 1981, с. 71—75.
Ухтомский А. А. Избранные труды. Л., 1978. 358 с.
Шихгасанова И. Ш. Динамика формирования ассоциативных систем мозга кошки: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 22 с.
Шулейкина К. В. Системная организация пищевого поведения. М., 1971. 280 с.
Adinolfi A. M. The postnatal development of synaptic contacts in the cerebral cortex. — In: Brain development and behavior. New York, 1971, p. 73—90.
Altman J. Postnatal neurogenesis and the problem of neural plasticity. — In: Development neurobiology / Ed. W. A. Himwich. Springfield, 1970, p. 197—212.
Amassian V. E., Ross R. J. Developing role of senserimotor cortex and piramidal tract neurons in contact placing in kittens. — J. Physiol. [Paris], 1978, vol. 74, p. 165—184.
Anderson S. A., Holmgren E., Manson J. R. Synchronisation and desynchronization in the thalamus of the unanaesthetized decorticate cat. — EEG and clin. Neurophysiol., 1971, vol. 31, p. 335—345.
Anderson S. A., Manson J. R. Rhythmic activity in the thalamus of the unanesthetized decorticate cat. — EEG and clin. Neurophysiol., 1971, vol. 31, p. 21—34.
Angevin J. B., Sidman D. L. Autoradiographic study of cell migration during histogenesis of cerebral cortex in the mouse. — Nature, 1961, vol. 196, p. 766—768.

Anker R., Cragg B. G. Development of extrinsic connections of the visual cortex in the cat. — J. Comp. Neurol., 1974, vol. 154, p. 29—35.
Asanuma H., Fernandez J. Characteristics of projections from the nucleus ventralis lateralis to ghe motor cortex in the cat. — Exp. Brain Res., 1974, vol. 20, p. 315—330.
Barry M., Rogers A. The migration of neuroblasts in the developing cerebral cortex. — J. Anat. [London], 1965, vol. 99, p. 691—709.
Bisold D. Development of chemical individuality of neurons. — In: Neuron concept todya. Budapest, 1977, p. 83—94.
Bruce J. G., Tatton W. G. Functional development of motor cortical neurones in the kitten. — J. Physiol., 1978, vol. 280, p. 53—54.
Bruce J. C., Tatton W. G. Sequential output-input maturation of kitten motor cortex. — Exp. Brain Res., 1980, vol. 39, p. 411—419.
Chronwall B. M., Wolf J. R. Non pyramidal neurons in early developmental stages of the rat neocortex. — Bibliot. anat., 1981, N 19, p. 147—151.
Conradi S., Skoglund S. On motoneuron synaptology in kittens. — Acta physiol. scand., 1969, vol. 333, p. 5—76.
Corner M. A., Baker R. E., Vande Pall N. E., Swaab D. F., Uylings H. B. Maturation of the nervous system. — Progr. Brain Res., 1978, vol. 48, p. 116—138.
Cummings J., Stelzner D. Prenatal and postnatal development of lamina IX neurons in the rat thoracic spinal cord. — Exp. Neurol., 1984, vol. 83, p. 155—166.
Dacey M. L., Willace R. B. Postnatal neurogenesis in the feline cerebellum: a structural/functional investigation. — Acta neurobiol. exp., 1974, vol. 34, p. 253—263.
Derer P. Histogenese du neocortex du rat albinos.— Z. Hirnforsch., 1974, Bd 15, S. 49—74.
Elberger A. G. The functional role of the corpus callosnm in the developing visual system: a review. — Progr. Neurobiol., 1982, vol. 18, p. 15—27.
Fox M. W. Reflex development and behavioral organisation. — In: Development neurobiology / Ed. W. A. Himwich. Springfield, 1970, p. 553—570.
Fox G. Q., Richardson G. P. The developmental morphology of torpedo marmorata. — J. Comp. Neurol., 1982, vol. 207, p. 183—190.
Garey L., De Courten C. Structural development of the lateral geniculate nucleus and visual cortex in monkey and man. — Behav. Brain Res., 1983, vol. 10, p. 3—13.
Gorska T. Functional organization of cortical motor areas in adult dogs and puppies. — Acta neurobiol. exp., 1974, vol. 34, p. 373—391.
Gorska T., Czarkowska J. Motor cortex development in the dog. Some cortical stimulation and behavioral data. — Neuroscience, 1978, vol. 3, p. 129—131.
Gottlieb G. Studies of the developmen of behavior and the nervous system. — In: Aspects of neurogenesis. New York, 1974, vol. 2, p. 114—132.
Grabiel A. M. Some ascending connections of the pulvinar and pucleus lateralis posterior of the thalamus in the cat. — Brain Res., 1972, vol. 44, p. 99—125.
Huttenlocher P. R. Myelination and the development of function in immature pyramidal tract. — Exp. Neurol., 1970, vol. 29, p. 405—415.
Innocenti G. M. The reorganization of neocortical withermatter in early postnatal development. — Neurosci. Lett., 1982, suppl. 10, p. 15—20.
Innocenti G. M., Clarke S. Bilateral transitory projection to visual areas from auditory cortex in kittens.—Dev. Brain Res., 1984, vol. 14, p. 143—148.
Kato N., Kawaguchi S., Miyata H. Geniculocortical projection to layer I of the area 17 in kittens: orthograde and retrograde HRP studies. — J. Comp. Neurol., 1984, vol. 225, p. 441—447.
Katz M. J., Lasek R. L., Silver J. Ontophyletics of tbe nervous system: development of the corpus callosum and evolution of axon tracts. — Proc. nat. Acad. Sci. USA, 1983, vol. 80, p. 5936—5940.
Koenig N., Marty R. Early neurogenesis and synaptogenesis in cerebral cortes. — Bibliot. anat., 1981, N 19, p. 152—160.

Kristt D. A. Acetylcholinesterase in the ventrobasal thalamus: transience and patterning during ontogenesis. — Neuroscience, 1983, vol. 10, p. 923—939.

Krmpotic-Nemanic J., Kostovic I., Kelovic Z., Nemanic D., Mrzliak L. Development of the human fetal auditory cortex: growth of afferent fibres. — Acta anat., 1983, vol. 116, p. 69—73.

Lund R. D., Chang F.-L. F., Land P. W. The development of callosal projection in normal and one-eyed rats. — Dev. Brain Res., 1984, vol. 14, p. 139—142.

Mann M. D. Sets of neurons in somatic cerebral cortex of the cat: Their ontogeny. — Brain Res., 1979, vol. 151, p. 3—45.

Mariani J. Elimination of synapses during the development of the CNS. — Progr. Brain Res., 1983, vol. 58, p. 383—392.

Marin-Padilla M. Prenatal and early postnatal ontogenesis of the human motor cortex: A Golgi study. I. The sequential development of the cortical layers. — Brain Res., 1970, vol. 23, p. 177—183.

Marin-Padilla M. Early prenatal ontogenesis of the cerebral cortex (neocortex) of the cat (*Felis domestica*): A Golgi study. I. The primordial neocortical organization. — Z. Anat. und Entwickl. Gesch., 1971, Bd 134, S. 117—145.

Marin-Padilla M. Prenatal ontogenic history of the principal neurons of the neocortex of the cat. A Golgi study. II. Developmental differences and their significances. — Z. Anat. und Entwickl. Gesch., 1972, Bd 136, S. 125—142.

Marin-Padilla M. Dual origin of the mammalian neocortex and evolution of the cortical plate. — Anat. Embriol., 1978, vol. 152, p. 109—126.

Mason C. D. Development of terminal arbors of retino-geniculate axons in the kitten. — Neuroscience, 1982, vol. 7, p. 541—582.

Mason C. D. Postnatal maturation of neurons in the cat's lateral geniculate nucleus. — J. Comp. Neurol., 1983, vol. 217, p. 458—469.

Mates S. L., Lund J. S. Neuronal composition and development in lamina 4C of monkey striate cortex. — J. Comp. Neurol., 1983, vol. 221, p. 60—90.

Mayers K. S., Robertson R. T., Teyler T. J., Thompson R. F. Response properties of single units in an association area of the kitten neocortex. — J. Physiol. Behav., 1976, vol. 16, p. 151—161.

Mensah P. L. Neonatal cell depth in the neostriatum of perinatal mouse. — Anat. Rec., 1978, vol. 190, p. 479—480.

Meyer G., Albus K. Spiny stellates as cells of origin of association fibres from area 17 to area 18 in cat's neocortex. — Brain Res., 1983, vol. 210, p. 335—341.

Miller M. W., Vogt B. A. The postnatal growth of the callosal connections of primary and secondary visual cortex in the rat. — Dev. Brain Res., 1984, vol. 14, p. 304—309.

Moliver M. E., Van der Loos H. The ontogenesis of cortical circuity: The spatial distribution of synapses in somesthetic cortex of newborn dog. — Z. Anat. Entwickl. Gesch., 1970, Bd 42, S. 1—54.

Morest D. K. The growth of dendrites in the mammalian brain. — Z. Anat. und Entwickl. Gesch., 1969, Bd 128, S. 290—317.

Noback C. R., Purpura D. P. Postnatal ontogenesis of neurons in cat neocortex. — J. Comp. Neurol., 1961, vol. 117, p. 291—307.

O'Leary D. D. M., Stanfield B. B., Cowan W. M. Evidence that the early postnatal restriction on the cells of origin of callosal projection is due to the elimination of axonal collaterals rather than to the death of neurons.— Dev. Brain Res., 1981, vol. 4, p. 607—617.

Parnavelas I. G., Uylings H. B. The growth of non-pyramidal neurons in the visual cortex of the rat. — Brain Res., 1980, vol. 193, p. 373—382.

Persson H. E. Development of somatosensory cortical functions. An electrophysiological study in prenatal sheep. — Acta physiol. scand., 1973, Suppl., p. 1—64.

Rubel E. W. A comparison of somatotopic organization in sensory neocortex of newborn and adult cats. — J. Comp. Neurol., 1971, vol. 143, p. 447—480.

Schiebel M. E., Davies T. L., Scheibel A. B. Ontogenetic development of somatosensory thalamus. I. Morphogenesis. — Exp. Neurol., 1976, vol. 51, p. 392—406.

Scheibel M. E., Scheibel A. B. Input-output relations of the thalamic nonspecific system. — Brain, Behav. and Evolut., 1972, vol. 6, p. 332—358.

Scheibel M. E., Scheibel A. B. The development of somatosensory thalamus in mammals. — In: Handbook of physiology. Berlin, 1978, vol. 2, p. 5—67.

Schütz A. Some facts and hypotheses concerning dendritic spines and learning.— In: Architectonics of the cerebral cortex. New York, 1978, p. 129—135.

Schütz A. Pränatale Reinfung und postnatale Veränderungen im Cortex des Meerschweinchens. — Z. Hirnforsch., 1980, Bd 22, S. 93—111.

Schütz A. Pränatale Reinfung und postnatale Veränderungen im Cortex des Meerschweinchen. II. Postnatale Veränderungen. — Z. Hirnforsch., 1981, Bd 22, S. 113—127.

Spatz W. B. Areal and laminar distribution of visual association fibres and their termination in multiple patches or continuous fields. — In: Proc. 28th Congr. Physiol. Sci. Budapest, 1981, p. 59—68.

Stanfield B. B. Postnatal reorganization of cortical projections: the role of callateral elimination. — J. Neurosci., 1984, vol. 7, p. 35—41.

Strick P. L. Lenght microscopic analysis of the cortical projection of the thalamic ventrolateral nucleus in the cat. — Brain Res., 1973, vol. 55, p. 1—24.

Thompson R. F., Mayers K. S., Robertson R. T., Patterson C. Number coding in association fortex of the cat. — Science, 1970, vol. 168, p. 271—273.

Verley R. The post-natal development of the functional relationships between the thalamus and the cerebral cortex in rats and rabbits. — EEG and clin. Neurophysiol., 1977, vol. 43, p. 679—690.

Verley R., Axelrad H. Postnatal ontogenesis of potentials elicited in the cerebral cortex by afferent stimulation. — Neurosci. Lett., 1975, vol. 1, p. 99—104.

Westrum L. E., Gray E. G., Bugoyne R. D., Barron J. Synaptic development and microtubule organization. — Cell and Tiss. Res., 1983, vol. 231, p. 93—102.

White E. L., Rock M. D. Three-dimensional aspects and synaptic relationships of a Golgi-impregnated spine stellate cell reconstructed from serial thin sections. — J. Neurocytol., 1980, vol. 9, p. 615—636.

Wise S. P., Fleshman J., Jones E. C. Maturation of pyramidal cell in relation to developing afferent and efferent connections of rat somatic sensory cortex. — Neuroscience, 1979, vol. 4, p. 1275—1297.

Wise S. P., Hendry S. H., Jones E. G. Prenatal development of sensorimotor cortical projections in cat. — Brain Res., 1977, vol. 138, p. 538—544.

Wolf J. R. Quantitative analysis of topography and development of synapses in the visual cortex. — Exp. Brain Res., 1976, vol. 1, p. 259—263.

Woolsey T. A., Anderson J. Effects of early vibrissal damage on neurons in the ventrobasal thalamus of the mouse. — J. Comp. Neurol., 1979, vol. 184, p. 363—380.

Глава 3

СЕНСОРНЫЕ ФАКТОРЫ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

ВВЕДЕНИЕ

Проблему сенсорной организации поведения в онтогенезе можно отнести к числу «точек роста» современной нейробиологии развития. Усилиями ряда коллективов и отдельных авторов эта проблема особенно продвинулась в последние годы. Появилась возможность судить о специфических особенностях сенсорного управления поведением у развивающегося организма по сравнению со взрослым (Gottlieb, 1971; Rosenblatt, 1976; Blass et al., 1978; Максимова, Максимова, 1980; Лущекин, 1981, 1983; Хаютин, Дмитриева, 1981; Vyrwicka, 1981; Шулейкина и др., 1983; Johanson, Hall, 1983; Хаютин, 1985).

Согласно теории системогенеза (Анохин, 1948, 1964), процессы онтогенеза функциональных систем осуществляются в строгом соответствии с экологией данного вида путем избирательного и гетерохронного созревания отдельных элементов, в том числе и сенсорных. Основной феномен заключается в том, что к моменту первого применения любая функциональная система является еще незрелой. Поэтому полезный приспособительный результат при реализации поведения вначале обеспечивается интеграцией, еще продолжающей свое развитие. В связи с этим на ранних стадиях, во-первых, видоизменяется форма поведения, во-вторых, происходит смена сенсорных факторов, его направляющих. Все это обосновывает необходимость уделить особое внимание вопросам сенсорного обеспечения поведения именно у развивающегося организма.

Пищевое поведение относится к числу тех немногих врожденных деятельностей, которые высоко организованы уже к моменту рождения. Динамическое разнообразие моторных и сенсорных компонентов пищедобывательной функции, широкие контакты с другими особями в выводке, а также с матерью превращают пищедобывание в исключительно удачную модель для изучения. В данной главе рассматриваются основные этапы пищедобывательного поведения у котят первых 30 дней жизни, состав его направляющих сенсорных факторов и его нейрофизиологические механизмы.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ КОТЕНКА И НАПРАВЛЯЮЩИЕ ЕГО СЕНСОРНЫЕ ФАКТОРЫ

Начиная с момента рождения и в течение всего периода молочного вскармливания процесс пищедобывания у котенка представляет собой поэтапно протекающую функциональную систему с меняющимися от этапа к этапу сенсорными потоками, несущими информацию о результатах.

I этап — дистантный поиск матери. Котенок ползет к матери к области расположения сосков. Результатом действия является опознавание области молочных желез. Информация о результатах исходит главным образом от обонятельных, а также от температурных рецепторов. II этап — контактный поиск соска. Котенок осуществляет сканирующие движения головой и роется в шерсти матери. Результатом является опознание соска. Информация о результатах передается от обонятельных и тактильных (из области губ) рецепторов. III этап — захватывание соска, где основная информация о результатах поступает от тактильных рецепторов губ и языка. IV этап — сосание. Конечным результатом сосания является поступление молока в полость рта, пищевод желудок. Информация о достижении результатов формируется суммой сигналов, поступающих от тактильных и вкусовых рецепторов губ и языка, пищеварительного тракта, а также от проприорецепторов жевательной мускулатуры. Этот этап завершается прекращением приема пищи через механизмы первичного насыщения.

В представленном ряду сменяющих друг друга сенсорных потоков большой интерес представляет информация, поступающая от оральных рецепторов. По этому каналу поступают сигналы, характеризующие ключевой момент пищедобывания: завершение поиска, схватывание соска и переход к сосанию. Именно эта информация переводит поисковую часть пищевого поведения на процесс принятия пищи. По поведенческим критериям этот переход осуществляется одномоментно, по принципу триггерного механизма. По-видимому, этот механизм действителен для всех млекопитающих, включая и человека. Так, на человеческом младенце ранее было показано, что началу сосания соответствует сложная координация движений, включающих движения челюстей, изменение ритма дыхания, флексию пальцев руки. Эта координация запускается единым триггерным механизмом и связана с информацией, поступающей от рецепторов языка. Поскольку данная координация срабатывает в результате прикосновения к языку еще до начала поступления молока, можно было заключить, что пусковой стимул исходит от тактильных рецепторов (Шулейкина, 1966).

Импульсы от тактильных и вкусовых оральных рецепторов играют ключевую роль и во время сосания. На основании поступающей отсюда информации осуществляется оценка свойств молока и динамики его поступления, ритма жевательных и сосатель-

ных движений, степени мышечных усилий, реализующих процесс еды.

Сенсорный путь от рецепторов оральной зоны хорошо изучен. Основным переключательным звеном в продолговатом мозге является система ядер тройничного нерва и ядро одиночного пучка, в переднем мозге — вентральное заднемедиальное ядро таламуса и латеральный гипоталамус. Конечной проекционной зоной является орбитальная кора. Кроме того, поток восходящих импульсов следует по системе ретикулярных ядер, к которым относятся вентральное и гигантоклеточное ядра продолговатого мозга, каудальное и оральное ретикулярные ядра моста (Landgren, 1960; Darian-Smith et al., 1963; Шулейкина, 1971; Лиманский, 1976; Жукова, 1977).

На следующем этапе работы была выполнена серия хронических экспериментов на котятах с регистрацией ЭЭГ различных структур мозга в условиях натурального поведения. Стояла задача выявить электроэнцефалографические корреляты основных этапов пищедобывания (поиск—схватывание соска—сосание) и определить характер и степень участия на каждом из этапов тех структурных образований, по которым следуют импульсные потоки с рецепторов оральной зоны.

ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Электроэнцефалографические корреляты поиска, схватывания соска и сосания. Суммарная ЭЭГ у новорожденного котенка на фоне бодрствования в покое представляет собой низкоамплитудную активность сравнительно узкого диапазона частот (рис. 20). На фоне дистантного и контактного поиска соска выявляется совершенно иная ЭЭГ, по ряду признаков приближающаяся к параметрам ЭЭГ взрослой кошки (рис. 20, *Б*, *В*). Амплитуда исходных потенциалов резко повышается, возрастая от 30—50 до 100—150 мкВ. Заметно расширяется диапазон частот, при этом доминирующим ритмом становятся высокоамплитудные медленные веретена 3—6, 8—10 в 1 с. В момент схватывания соска эти веретена становятся особенно регулярными, а с началом сосания наблюдается резкий спад амплитуд потенциалов с тенденцией к их синхронизации.

На фоне сосания в структурах, передающих импульсы от рецепторов оральной зоны (в ядре одиночного пучка, вентральном ретикулярном ядре продолговатого мозга, в вентральном постеромедиальном ядре таламуса, в латеральном гипоталамусе и в орбитальной коре), наблюдается синхронизация электрической активности и наличие общего для этих структур ритма 10—20 в 1 с (рис. 21). Во время поиска соска и при бодрствовании в покое эти ритмы не наблюдаются.

Феномен синхронизации может быть оценен как проявление функциональной общности этих структур в процессе проведения

сенсорных потоков с периоральной зоны и языка во время сосания. Это может быть подтверждено следующими сопоставлениями. В одной из работ (Berry et al., 1956) исследованы области, в которых можно было обнаружить нейроны, отвечающие на раздражение ветвей тройничного нерва у взрослой кошки. Оказалось, что

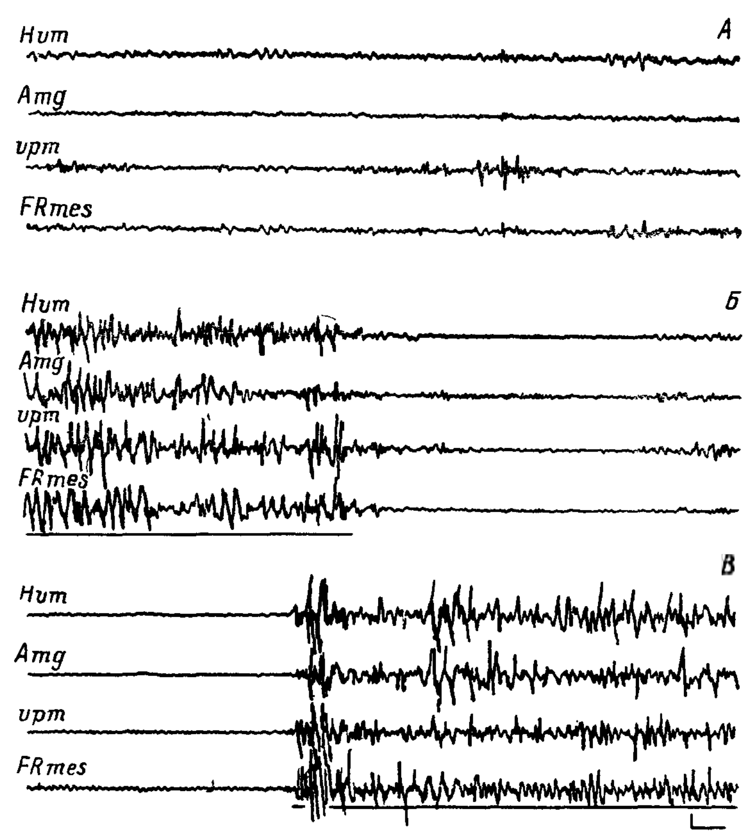


Рис. 20. Электроэнцефалографические корреляты пищевого поведения котенка.

А — фоновая ЭЭГ, вне пищевых реакций; *Б*, *В* — поиск соска (подчеркнут), схватывание соска и сосание. Котенок в возрасте 3 дней. *Калибровка* — 50 мкВ/с. *Латинские обозначения здесь и дальше*: *Amg* — amugdala; *CM* — centrum medianum; *FRmes* — formatio reticularis mesencephali; *GC* — substantia grisea centralis; *Hdm* — n. dorsomedialis hypothalami; *Hvm* — n. ventromedialis hypothalami; *HL* — area hypothalamica lateralis; *n. tr. s.* — n. tractus solitarius; *Orb* — cortex regio orbitalis; *Par* — cortex regio parietalis; *R* — n. reticulatis thalami; *Rpc* — n. reticularis pontis caudalis; *vpm* — n. ventrali posteromedialis thalami; *vR* — n. ventralis reticularis medullae oblongatae.

структуры, в которых у котенка нами выявлена синхронизация во время сосания, совпали с зонами, где располагались нейроны, отвечающие на тригеминальные раздражения с наименьшим латентным периодом.

Импульсная активность нейронов в ядрах лицевого и тройничного нервов. Созревание отдельных звеньев сенсорного пути

с оральных рецепторов осуществляется гетерохронно. Так, у 45—65-дневного плода кошки на электрическое раздражение языка, по нашим данным, способно отвечать 60 % из общего числа зарегистрированных стволовых нейронов, на раздражение вибрисс — 33 %, а на раздражение надбровья — 20 % клеток. Эти данные подтверждаются характером паттернов ответов, вызываемых раздражением различных тригеминальных входов. У котенка ответы мотонейронов ядра лицевого нерва на раздражение надбровья в период до 10—20 дней проявляются преимущественно в виде общей тонической активации, а более зрелая фазическая

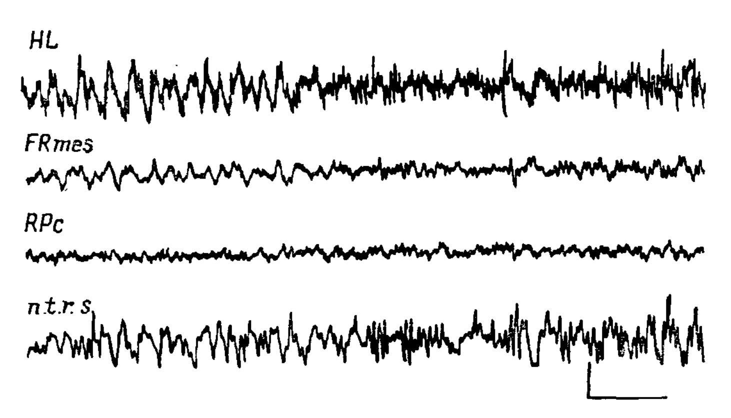


Рис. 21. Избирательная синхронизация ЭЭГ в ядре одиночного пучка и латеральном гипоталамусе во время сосания.

Котенок в возрасте 30-ти дней. *Калибровка* — 50 мкВ/с.

форма ответа в виде пачки импульсов с последующей вторичной активацией появляется с 30—60 дней (рис. 22, *В*, *Г*). Можно предположить, что путь, передающий информацию с рецепторов языка и вибрисс, начинает функционировать в пренатальном периоде и к моменту рождения в целом уже сформирован, а созревание ответов на раздражение надбровья продолжается и после рождения, достигая дефинитивных значений к 1—2 месяцам.

По данным Ф. Р. Черникова (1979), среди сенсорных нейронов, передающих информацию с оральных рецепторов, также наблюдалась гетерохрония. Наиболее рано созревают клетки ядра одиночного пучка, затем каудального и позже орального ядра тригеминального комплекса. У новорожденного котенка подавляющее большинство нейронов орального ядра отвечают на периферическое раздражение, но имеют наименее зрелую форму ответов в виде общей тонической активации (рис. 23, *А*). Среди нейронов каудального ядра уже наблюдаются близкие к зрелым фазно-специфические ответы в виде короткой первичной активации, тормозной паузы и слабо выраженной вторичной активации (рис. 23, *Б*). В это время в ядре одиночного пучка регистрируются уже зрелые коротколатентные фазно-специфические ответы, состоящие

из четких фаз первичной и вторичной активации, разделенных тормозной паузой (рис. 23, *В*).

С учетом представлений, что информация с оральных и обонятельных рецепторов является важным звеном в системе сенсорного обеспечения пищевого поведения, была поставлена задача выяснить, как изменится пищевое поведение в целом, а также отдельные его этапы в таких условиях, когда информация по дан-

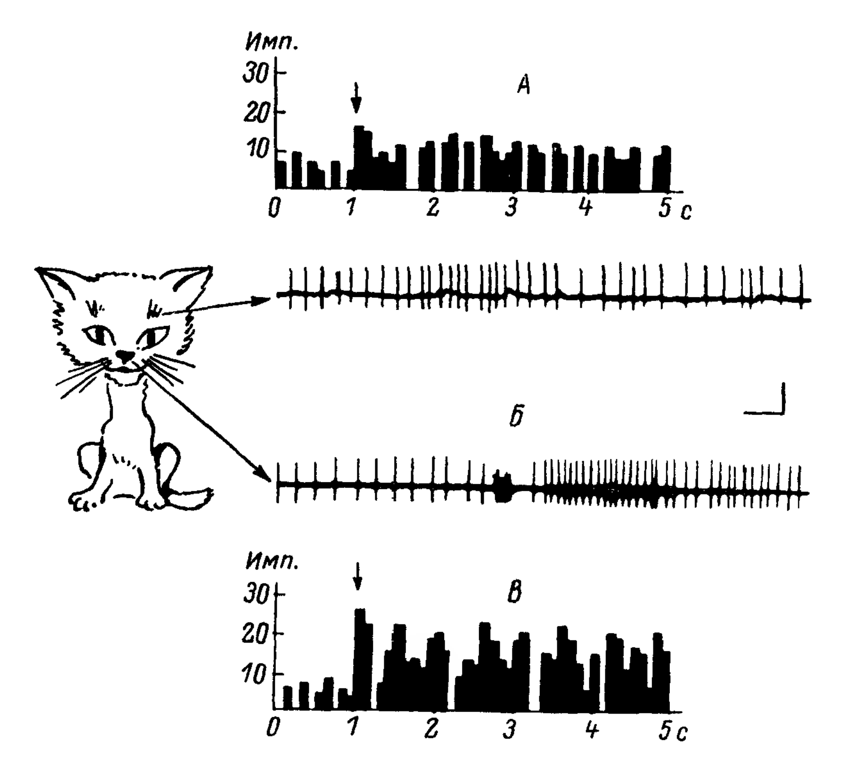


Рис. 22. Ответы нейронов ядра лицевого нерва на стимулы разной локализации.

А, *Б* — тонический тип ответа при раздражении надбровья; *В*, *Г* — более зрелый фазический тип ответа при раздражении вибрисс. Возраст котенка 10 дней. *Стрелка* — момент раздражения. *Калибровка* — 500 мВ/с.

ным сенсорным каналам перестанет поступать. Изучение пищевого поведения в условиях сенсорной депривации представляет значительный теоретический интерес. В результате подобного вмешательства страдает аппарат оценки результатов действия, или акцептор результатов действия по П. К. Анохину (1964), выключается обратная информация о результате поисков соска, о его схватывании и о ходе сосания. Ниже приводятся результаты экспериментов на котятах, у которых пищевое поведение осуществлялось в условиях обонятельной или оральной депривации.

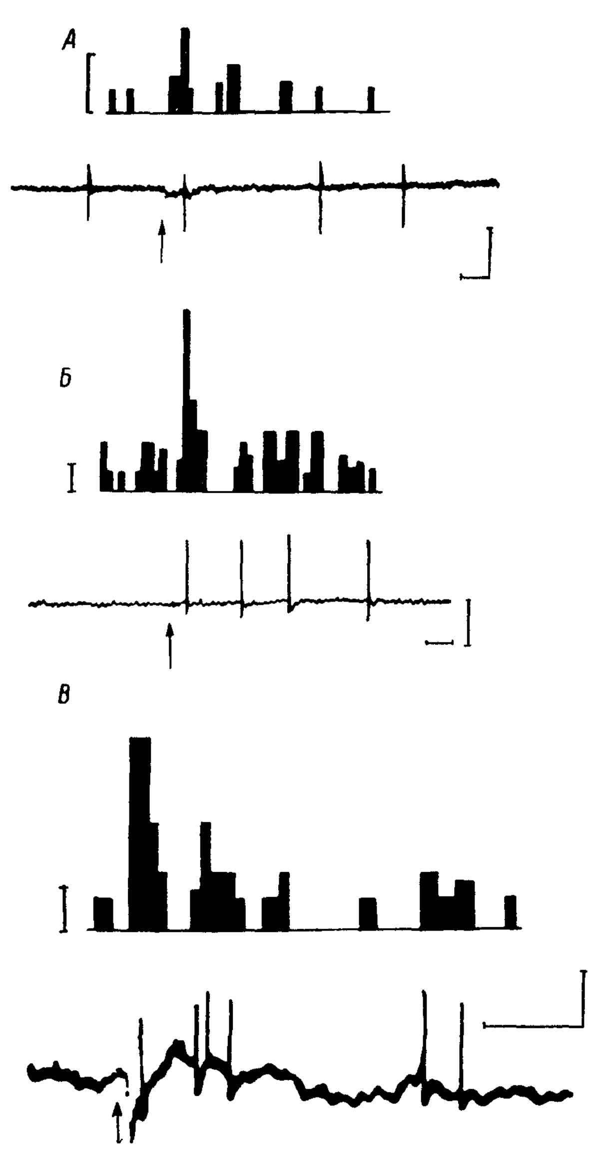


Рис. 23. Ответы нейронов орального (*А*) и каудального (*Б*) тригеминальных ядер и ядра одиночного пучка (*В*) на одиночное раздражение язычного нерва (*А*, *Б*) и барабанной струны (*В*) (Черников, 1979).

Возраст животных 5 дней. *Стрелка* — момент раздражения. *Калибровка*: 1 мВ, 100 мс. *На гистограммах* — суммация по 7 реализациям, эпоха анализа 3 с, длительность бина 100 мс, масштаб по ординате 10 импульсов.

ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПРИ СЕНСОРНОЙ ДЕПРИВАЦИИ

Обонятельная анестезия. Исследование роли обоняния в пищевом поведении можно разделить на две группы: в одних случаях устраняют или модифицируют обонятельные признаки источников пищи (Rosenblatt, 1971, 1976; Hoferetal, 1976; Blass et al., 1977, 1978), в других влияют на обонятельную рецепцию (Edwards et al., 1972; Singh, Tobach, 1974; Flanelly et al., 1977). Традиционным способом подобного влияния является бульбэктомия, однако она ведет не только к потере обонятельной чувствительности, но и к ряду побочных эффектов. Вместе с тем в литературе имеются описания более простого и свободного от побочных явлений метода обонятельной депривации путем интерназальной аппликации раствора сульфата цинка. Этот метод был опробован на мышах и крысах (Edwards et al., 1972; Flanelly et al., 1977). Подобрав необходимую концентрацию и дозу вводимого раствора, а также модифицировав условия введения и тестирования, метод был использован и для опытов на котятах (Лущекин, 1981). По данным автора, поведение обонятельно депривированных котят резко отличалось от поведения интактных или контрольных животных. После депривации у них снижалась двигательная активность, котята теряли способность к агрегации (стремление образовать тесную группу), не прибавляли в весе и прозревали на 3—4 дня позже. Чтобы выяснить, меняется ли при этом пищевое поведение, применялся следующий тест: в начале кормления один из котят выводка отнимался от соска и помещался около кошки со стороны спины. Интактные или контрольные животные обеих возрастных групп через 60—90 с в 100 % случаев достигали зоны расположения сосков и схватывали сосок. В тех случаях, когда котят депривировали сразу после рождения и до реализации первого кормления, все они оказывались неспособными схватывать сосок и без искусственного вскармливания погибали. Если депривацию производили на 1—15-й день, когда котенок уже имел естественный опыт сосания, то в 53 % случаев животные все же не достигали зоны сосков, а следовательно, не схватывали сосок; в 40 % случаев котята находили сосок, но не могли его схватить и только в 7 % случаев поиск и схватывание соска были успешными (рис. 24, *А*, *Б*). Таким образом, обонятельная депривация наиболее существенно нарушает пищевое поведение котят младшего возраста (1—15 дней), а у более старших животных (15—30 дней) нарушения пищевого поведения выражены гораздо меньше. Можно предположить, что эта разница связана с началом функционирования зрительного анализатора, осуществляющего компенсацию при невозможности обонятельного ориентирования.

Следует отметить, что обонятельная депривация не нарушала процессов сосания и глотания. Искусственно вскармливаемые депривированные котята росли и развивались сравнительно нор-

мально. На основании полученных данных можно было утверждать, что обонятельно депривированные, но способные сосать или искусственно вскармливаемые котята по весу мало отличались от интактных или контрольных животных.

В настоящее время представления о ведущей роли обоняния при схватывании соска у котят первого месяца жизни признаются большинством исследователей (Singh, Tobach, 1974; Blass et al., 1974, 1977; Johanson, Hall, 1983). Наши исследования по обонятельной депривации подтверждают эту точку зрения. Однако результаты изучения роли обоняния в процессе поиска области сосков весьма противоречивы. Так, по данным Сингха и Тобака (Singh, Tobach, 1974), эффект бульбэктомии у крысят нарушает схватывание соска, но не нарушает целенаправленного движения к матери и поиска сосков, а Фримен и Розенблатт (Freeman, Rosenblatt, 1978) считают, что в первые дни жизни котята ориентируются преимущественно по температурному градиенту, создаваемому матерью и выводком, и только с 6-го дня — по обонятельным сигналам. По нашим данным, обоняние играет роль с первого же дня жизни, поскольку именно в это время обонятельная депривация наиболее существенно нарушает процессы поиска и схватывания соска при сохраненном естественном температурном градиенте.

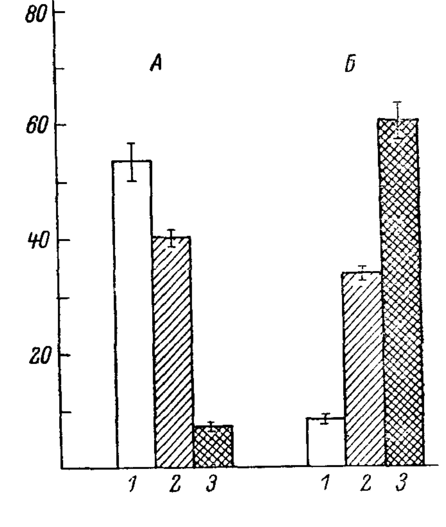


Рис. 24. Изменение пищевого поведения котят, обонятельно депривированных в возрасте 1—15 (*А*) и 15—30 (*Б*) дней (Лущекин, 1981).

По оси ординат — количество проб, %; *по оси абсцисс*: *1* — котята не ищут и не схватывают сосок; *2* — ищут, но не схватывают сосок; *3* — ищут и схватывают сосок.

Анестезия губ и языка. Анестезия производилась путем аппликации сроком на 1—2 мин ватного тампона, смоченного 2%-ным раствором кокаина. Анестезия губ приводила к резкому повышению пищедобывательной активности, однако целенаправленность как дистантного, так и контактного поиска нарушалась. Котенок начинал разыскивать сосок по всему телу кошки, в том числе на спине, около хвоста или головы. Способность схватить сосок исчезала. Не имея информации о результатах поиска, котенок, несмотря на длительный поиск и на близкую локализацию соска, не схватывал сосок и не был в состоянии приступить к сосанию.

Локальное выключение рецепторов языка также приводило к резкой активации пищедобывательного поведения. Однако целе-

направленность поиска при этом сохранялась: котенок рылся в шерсти матери только в области ее сосков. В ряде случаев терялось стремление к предпочитаемому соску. В результате длительного поиска схватывание соска происходило. Однако после этого животное не успокаивалось, давало голосовые реакции, суетилось, сосало с перерывами, часто отрывалось от соска и снова принималось за его поиски.

Таким образом, при анестезии языка дистантный поиск сохранялся почти без изменений, контактный поиск активировался и затягивался, схватывание соска происходило, но сосательная функция из-за отсутствия информации о результатах сосания была нарушена.

Возник вопрос: как повлияет на пищевое поведение необратимое выключение оральных рецепторов? В таких условиях можно было бы наблюдать более глубокие изменения пищевой функции, а также возможную ее компенсацию. Для ответа на этот вопрос была выполнена серия экспериментов на котятах, перенесших операцию двусторонней перерезки язычного нерва.

Перерезка язычного нерва. Операция производилась на котятах 5-дневного возраста, так как вмешательство, выполняемое в более ранние сроки, в большинстве случаев приводит к летальному исходу (Шулейкина-Турпаева, 1980). Осуществлялась перерезка общего ствола язычного нерва вместе с барабанной струной. Таким образом, животные лишались поступления информации и от вкусовых и от тактильных рецепторов языка. Контролем служили ложные операции без перерезки нерва или перерезка внутриглазничной ветви тройничного нерва, а также интактные животные, воспитывающиеся в условиях недоедания.

Полученные данные показали, что односторонняя перерезка язычного нерва существенно не влияла на поведение и на развитие котенка. Двусторонняя перерезка, наоборот, вызывала драматические последствия в поведении и в развитии животных. Такие котята, оперированные в 5-дневном возрастае, выживали только в 76 % случаев, но при условии их искусственного вскармливания. У 30 % подобных животных к 9—10 дням жизни наблюдалось резкое падение веса. Начиная с 18—21-го дня вес начинал восстанавливаться и к 30 дням приближался к значениям у интактных животных. У ложнооперированных животных и у котят с односторонней перерезкой язычного нерва падения веса не происходило. Наоборот, их вес даже несколько превышал соответствующие значения у интактных животных (Лущекина, 1983).

Дистантный поиск матери в области расположения сосков при двусторонней перерезке язычного нерва оказался не нарушенным, а целенаправленность поиска сохранилась. Контактный поиск соска также не менялся, но для схватывания соска требовалось вдвое больше времени.

Наиболее существенные изменения при двусторонней перерезке язычного нерва проявились в функции сосания. Первые 10 дней после операции котята, способные найти и схватить сосок,

оказывались в состоянии сосать кошку только в 5 % случаев. Котенок был неспособен создать вакуум в ротовой полости, и его было легко оторвать от соска. В случае схватывания соска котенок делал несколько сосательных движений, выпускал сосок, снова схватывал, делал 2—3 сосательных движения, выпускал сосок и т. д. В таком режиме животные могли оставаться в течение 30 мин и более. Контрольное взвешивание показало, что молоко в пищеварительный тракт в подобных случаях практически не поступало.

Нарушения консуматорной функции после оральной депривации, полученные нами у котенка, согласуются с результатами Цейглера и соавторов, полученными на голубях (Zeigler, 1973, 1976, 1977; Zeigler, Karten, 1974; Miller et al., 1978; Miller, 1981; Jacquin, Zeigler, 1982). Близкие явления наблюдались после перерезки язычного и других веточек тройничного нерва у взрослой крысы.

Подобные повреждения в первую очередь нарушали консуматорное поведение: жевание, кусание, лизание. Степень изменений зависела от локализации и обширности повреждения. Так, обширная оральная деафферентация, включающая перерезку всех веточек, иннервирующих ротовую полость, в большинстве случаев приводила к летальному исходу. При частичной оральной деафферентации наступали компенсаторные явления (Miller, 1981).

В наших случаях у котят начиная с 15-го дня происходило постепенное восстановление функции сосания. Эпизоды полноценного естественного сосания постепенно увеличивались. Этому соответствовало нарастание объема поглощаемого молока. Если на 9-й день жизни длительность сосания не превышала 3 с, а количество высосанного молока равнялось 1.4 мл, то к 30-дневному возрасту эти величины составляли 26 с и 18 мл соответственно. Количество животных, способных к естественному сосанию, к 30-му дню увеличилось до 83 % (рис. 25).

Другим характерным феноменом, наблюдаемым после перерезки язычного нерва, в первые послеоперационные дни оказалось появление так называемого ложного сосания — ритмических сосательных движений при отсутствии соска во рту котенка. У интактных животных подобное явление практически не наблюдалось. При анестезии губ и языка оно наблюдалось довольно часто (Шулейкина, 1971; Анохин, Шулейкина, 1977). После перерезки язычного нерва ложное сосание в первые дни после операции наблюдалось в 82 % случаев. В процессе дальнейшего развития котенка степень выраженности истинного и ложного сосания была различной. По мере восстановления способности к истинному сосанию количество случаев ложного сосания уменьшалось, а к 30-му дню оно исчезало (рис. 25).

Существование автоматизированных пищевых движений, реализуемых независимо от наличия пищи во рту или в пищеварительном тракте, было описано в литературе, причем также в связи с нарушением поступления сенсорной информации с оральной

зоны (Snowdon, 1969; Miller, 1981). Можно предположить, что в подобных случаях происходит растормаживание сенсорно независимой латентной формы сосания, имеющей эндогенную пейсмекерную природу.

Итак, поступление информации от оральных рецепторов существенно необходимо для полноценной реализации пищевого

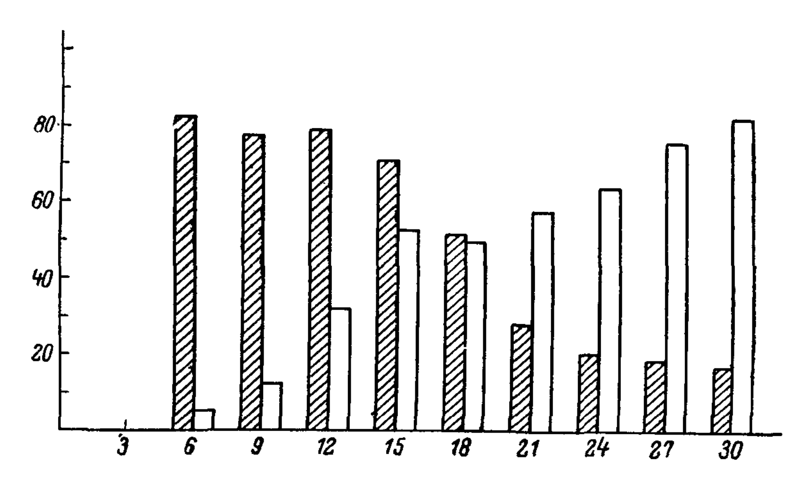


Рис. 25. Степень выраженности естественного сосания (*светлые столбики*) и ложного сосания (*заштрихованные столбики*) у котят после двусторонней перерезки язычного нерва.

По оси ординат — количество животных, %; *по оси абсцисс* — возраст в днях.

поведения. При прекращении поступления этой информации пищевое поведение нарушается. Необходимо было выяснить, какие изменения в ЭЭГ и в каких именно структурах мозга происходят при нарушениях пищевого поведения после оральной деприваци.

ЭЛЕКТРОЭНЦЕФАЛОГРАФИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ПРИ АНЕСТЕЗИИ ЯЗЫКА

Эксперименты выполнены на котятах, подвергшихся анестезии языка. Особое внимание было уделено ЭЭГ тех структур, по которым передается информация с периоральной зоны. Исследована область вентрального ретикулярного ядра, прилегающая к тригеминальному комплексу ядер, вентральное заднемедиальное ядро таламуса, латеральный гипоталамус и орбитальная кора. Предстояло выяснить, какие изменения в этих структурах наступают в том случае, когда адекватная для них информация с языка будет изменена или если эта информация не поступит.

После аппликации 2%-ного раствора кокаина котенок терял способность быстро схватить сосок и поиски его начинали протекать все с большей и большей интенсивностью. Через 10—15 мин

непрерывного поиска в вентральном ретикулярном ядре продолговатого мозга появлялись отдельные эпилептоидные разряды, которые через 20—25 мин достигали своей максимальной выраженности (рис. 26, *А*, *Б*). В это время эпилептоидная активность могла наблюдаться и в вышележащих проекционных зонах: в орбитальной коре (рис. 26, *А*, *Б*) и в вентральном заднемедиальном ядре таламуса (рис. 26, *Е*). Это свидетельствует о том, что на данном

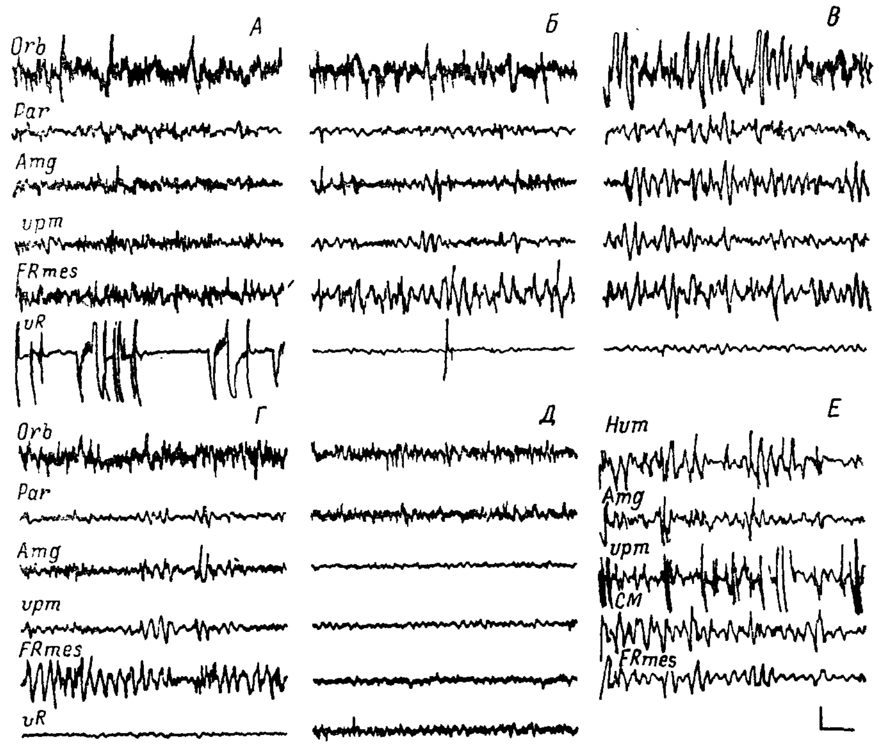


Рис. 26. Электроэнцефалографические корреляты процесса поиска соска в условиях анестезии языка.

А—Е — последовательная запись поиска в процессе развития анестезии. Возраст котят: *А—Д* — 45 дней, *Е* — 3 дня. *Калибровка* — 50 мкВ/с.

этапе развития анестезии структуры афферентного пути с рецепторов языка находились в состоянии гиперактивности.

По мере того как котенок продолжал упорно искать сосок напряженность поиска нарастала, во всех отведениях наблюдалось усиление высоковольтных медленных «поисковых» веретен. В данных условиях их можно было наблюдать в вентральном заднемедиальном ядре таламуса, в латеральном гипоталамусе и в орбитальной коре (рис. 26, *В*). Как показали наши предыдущие наблюдения (Шулейкина, 1971; Анохин, Шулейкина, 1977), у интактного котенка в этих структурах при поиске пищи медленные высоковольтные веретена не регистрируются.

Когда после длительного поиска котенку удавалось схватить сосок и перейти к сосанию, на ЭЭГ не наступал характерный для этого момента спад амплитуд потенциалов и ЭЭГ продолжала оставаться высокоамплитудной (рис. 27, *А*, *Б*). В ряде случаев во время эпизодов сосания амплитуда потенциалов была ниже, чем при по-

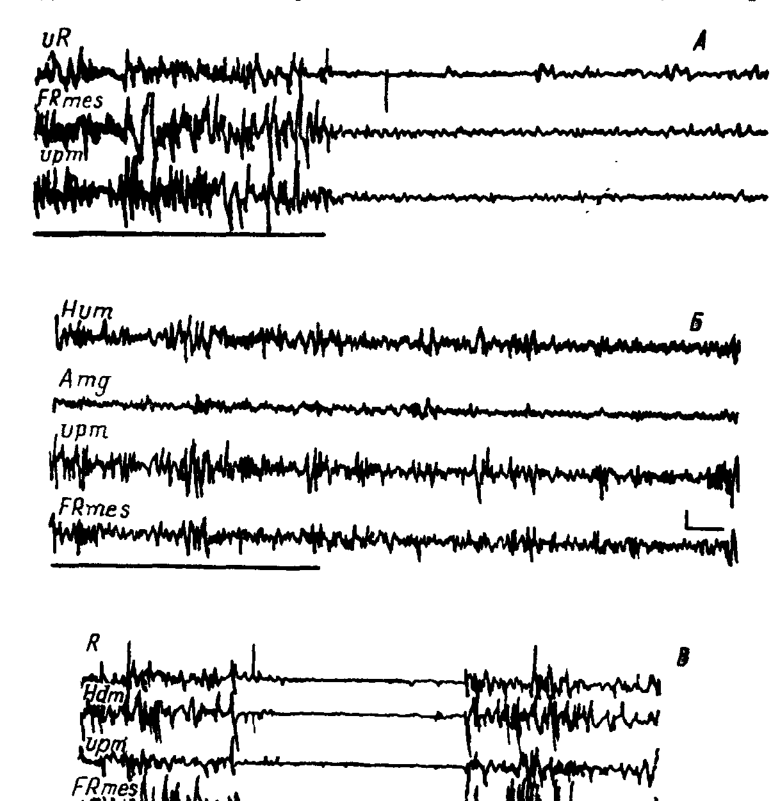


Рис. 27. **Электроэнцефалографические корреляты поиска соска, схватывания соска и перехода к сосанию в условиях анестезии языка (поиск *подчеркнут*).**

А — переход от поиска к сосанию у интактного животного; *Б* — переход от поиска к натуральному сосанию у анестезированного животного; *В* — переход от поиска к ложному сосанию у анестезированного животного. Возраст животных: *А*, *Б* — 15 дней, *В* — 7 дней. *Калибровка*: 50 мкВ/с.

иске, но при этом не наблюдалось синхронизации потенциалов, характерной для сосания у интактного котенка, а в ряде структур регистрировалась эпилептоидная активность (рис. 28, *А*, *Б*).

Наконец, в случаях ложного сосания, когда котенок успокаивался, замирал и сосал вхолостую, не имея соска во рту, на ЭЭГ наблюдали типичный для перехода от поиска к сосанию спад амплитуд потенциалов, однако синхронизация ЭЭГ во время сосания

по-прежнему не наступала (рис. 27, *В*). Можно предположить, что в данном случае спад амплитуд ЭЭГ, характерный для перехода от поиска к сосанию, осуществлялся за счет сигналов, поступающих от другого источника, например от проприорецепторов жевательных мышц, а ритм сосательных движений определялся влиянием со стороны эндогенно работающего пейсмекерного механизма.

Итак, приведенные факты показывают, что импульсы, поступающие с оральных рецепторов, играют решающую роль для аппарата оценки результатов действия на всех этапах пищевого поведения. Для полноценной реализации сосания ведущей афферентацией оказываются импульсные потоки, поступающие от рецепторов губ и языка. Прекращение поступления этих импульсов

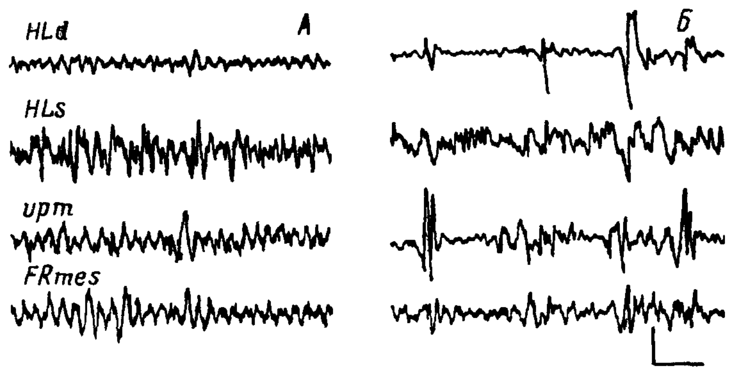


Рис. 28. Электроэнцефалографические корреляты процесса натурального сосания в условиях анестезии языка.

А — сосание до, *Б* — на фоне анестезии. Котенок в возрасте 30 дней. *Калибровка*: 50 мкВ/с.

драматически влияет на релейные структуры, передающие информацию по данному каналу. Это отчетливо проявилось в нарушениях суммарной биоэлектрической активности этих структур после анестезии языка.

Следующий этап работы был посвящен оценке некоторых нейронных механизмов, лежащих в основе сосания в норме, и их изменениям, наступающим после анестезии языка. Принято во внимание, что основным переключательным звеном для импульсных потоков, идущих от оральных рецепторов, в том числе и от языка, в продолговатом мозге является система чувствительных ядер тройничного нерва. Поэтому были исследованы морфометрические характеристики и выявлены основные типы тригеминальных нейронов в норме, а затем изменения, происходящие с этими нейронами после лишения их афферентного притока по язычному нерву (Гладкович и др., 1982, 1985; Лущекина, 1983).

ТИПЫ НЕЙРОНОВ СЕНСОРНЫХ ТРИГЕМИНАЛЬНЫХ ЯДЕР, ПЕРЕДАЮЩИХ ИНФОРМАЦИЮ С ОРАЛЬНЫХ АФФЕРЕНТОВ

Исследованы фронтальные срезы мозга интактных котят 1—5 и 30 дней жизни. Препараты окрашивали по методу Гольджи. Изучены нейроны каудального, интерполярного и орального ядер спинального тригеминального тракта. Морфометрические измерения выполнялись по методу Т. А. Леонтович, модифицированному нами применительно к онтогенетическому материалу (Леонтович, 1973; Гладкович и др., 1980, 1982). Изучали следующие параметры: линейный размер тела клетки, количество первичных дендритов, максимальный радиус дендритного поля, относительную длину дендритов, разветвленность дендритов и общую разветвленность клетки. Подсчитывали количество фокусов максимального ветвления (ФМВ). Под ФМВ подразумевались те узлы ветвления дендрита, где на участке, не превышающем 1/20 его длины, он делится более чем на две ветви. Измеряли удаленность ФМВ от тела клетки и определяли ориентацию дендритов, имеющих ФМВ, по отношению к прилегающим структурам ствола. Полученные данные обрабатывали по методу непараметрической статистики с вычислением медианы и верхнего и нижнего квартилей. В тексте приводятся последние два значения. Достоверность различий считали по критерию Вилкоксона—Манна—Уитни (U-критерий) и по критерию Розенбаума (W-критерий) (Гублер, Генкин, 1973).

В обеих возрастных группах в изученных ядрах на основании качественно-количественных характеристик было выделено шесть видов нейронов, разделенных на две группы — редковетвистые и густоветвистые. Описания строения этих нейронов для котят 1—5 и 30 дней в тексте объединены.

Редковетвистые.

1. *Короткодендритные нейроны* (рис. 29 и 30) представляли собой мелкие клетки (23—30 мкм) с короткими (145—165 мкм) дендритами. Разветвленность дендритов и количество ФМВ имели низкие значения. ФМВ не выявлены.

2. *Ретикулярные нейроны* (рис. 29 и 30) представляли собой мелкие и средних размеров клетки (30—36 мкм) с ровными, слабоветвящимися длинными дендритами (средняя длина 250—320 мкм). Разветвленность дендритов была низкой. ФМВ единичны.

Густоветвистые.

2. *Кустовидные нейроны* (рис. 29 и 30) — мелкие и средние клетки (26—35 мкм) с короткими (130—140 мкм) дендритами, чаще всего отходящими от тела асимметрично. Дендриты имели изгибающуюся форму и на коротком участке расщеплялись на большое количество ветвей в виде «кисточки». Разветвленность дендритов была высокой. Все нейроны имели сильно разветвленные ФМВ,

расположенные по всей оси дендритов, включая и дистальные отделы. 43 % дендритов, имеющих ФМВ, ориентировалось к области спинального тригеминального тракта. Характерной особенностью данных клеток являлось то, что это были единственные клетки, у которых все количественные параметры на ранней стадии (1—5 дней) были выше, чем у 30-дневного котенка. Подобный феномен был описан нами ранее для гигантских мультиполярных нейронов ретикулярных ядер, у которых степень разветвленности дендритов оказалась максимальной на самой ранней из изучаемых

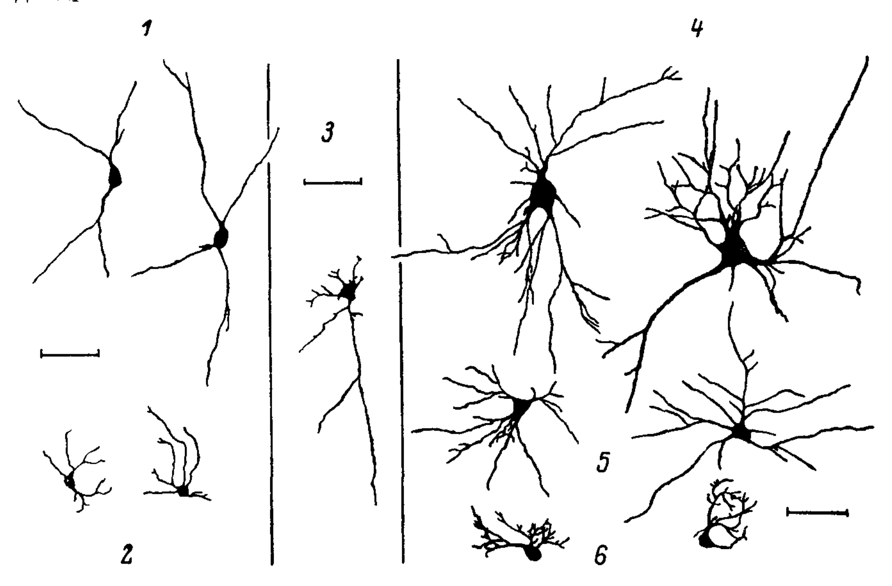


Рис. 29. Типы нейронов сенсорных ядер тройничного нерва.

1 — ретикулярные; *2* — короткодендритные; *3* — один длинный дендрит; *4* — гигантские мультиполярные; *5* — древовидные; *6* — кустовидные. Рисовальный аппарат. Метод Гольджи. *Масштаб* — 100 мкм.

стадий развития — у плодов (Гладкович и др., 1980). Очевидно, это явление отражает описанный в литературе феномен избыточности, когда по количеству клеток (Cowan, 1970, 1973; Sadun, Pappas, 1978), числу шипиков (Scheibel et al., 1973; Lund, 1978) и синапсов (Conrady, Skoglung, 1966) незрелые структуры превосходят более зрелые. По нашему мнению, в основе этого явления могут лежать процессы приспособительного характера, направленные на облегчение функционирования незрелой клетки. В этом случае высокие показатели разветвленности дендритов могут быть оценены в качестве так называемого приспособительного дендритного спраутинга. Это может быть связано с тем, что по сравнению со зрелой незрелая клетка обладает повышенной способностью к генерации дендритных спайков. При этом известно, что триггерной зоной инициации дендритных спайков являются узлы ветвления дендритов (Purpura, Shofer, 1972; Llinas, Sugimori,

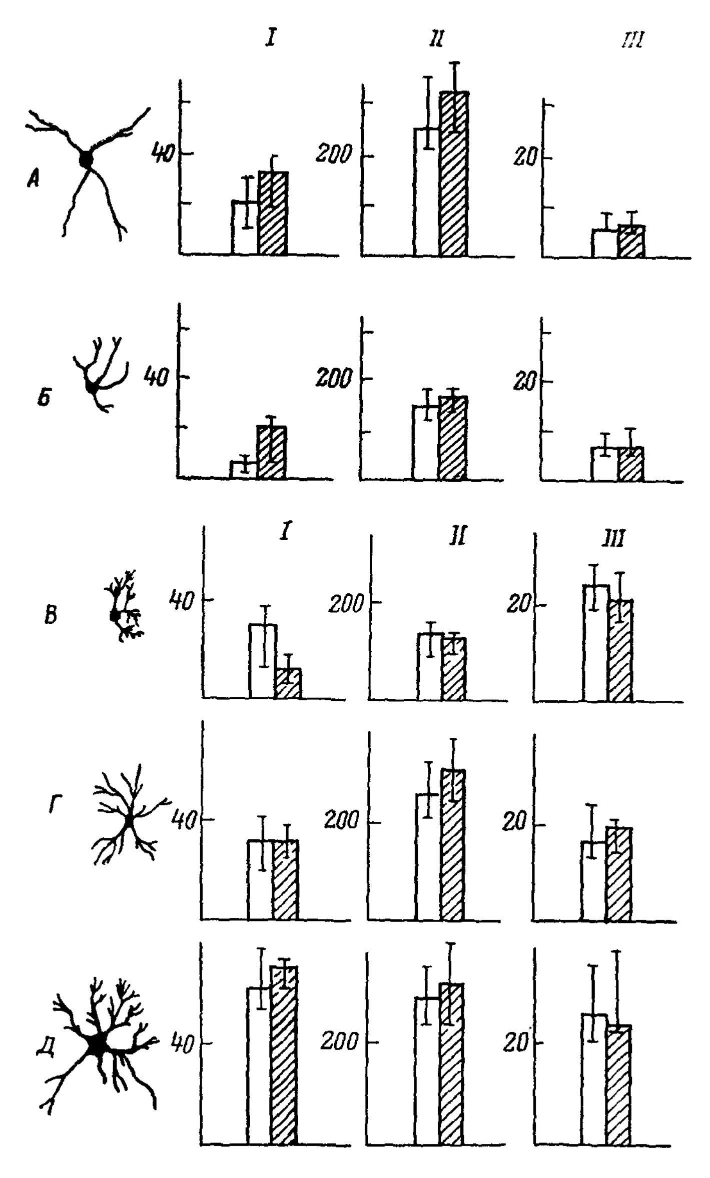


Рис. 30. Морфометрические характеристики нейронов сенсорных ядер тройничного нерва.

I — линейный размер тела клеток, мкм; *II* — длина дендритов, мкм; *III* — общая разветвленность клетки, относительные единицы. *Светлые столбики* — 1—5-дневные, *заштрихованные* — 30-дневные животные. *А* — ретикулярные, *Б* — короткодендритные, *В* — кустовидные, *Г* — древовидные, *Д* — гигантские мультиполярные нейроны.

1979; Гладкович и др., 1980). В таком случае дендритный спраутинг, выявляемый на ранних стадиях, может отражать адаптивные процессы, направленные на облегчение импульсной активности развивающейся нервной клетки. Особого интереса заслуживает избирательность подобного процесса. Так, нами были выделены явления избыточности только у кустовидных нейронов. По своим морфологическим характеристикам этот тип клеток может быть оценен как релейный (Жукова, 1977; Леонтович, 1978). Повышенные значения разветвленности дендритов и ФМВ на ранних стадиях развития у этих клеток могут свидетельствовать об их активном функционировании и о ключевом значении в обработке сенсорной информации, поступающей в тригеминальные ядра именно в этот ранний период.

4. *Древовидные нейроны* (рис. 29 и 30). Это средние по размерам клетки (36 мкм) с большим числом прямых сравнительно длинных (260—310 мкм) густоветвящихся дендритов. Разветвленность дендритов имела высокие значения. Почти все клетки имели ФМВ, расположенные проксимально по оси дендрита, разветвленность которых была меньшей, чем у кустовидных клеток.

5. *Гигантские мультиполярные нейроны* (рис. 29 и 30). Эти клетки отличались от всех остальных прежде всего самыми большими размерами (50—55 мкм). Нейроны имели много длинных (240—320 мкм) прямых, сильно ветвящихся дендритов. Почти все клетки имели ФМВ, расположенные по всей оси дендрита. По характеру своей геометрии данные клетки хотя и были выявлены во всех изучаемых нами сенсорных тригеминальных ядрах, вряд ли могли быть отнесены к релейным. Очевидно, эти клетки выполняли какие-то другие функции. Очень близкие по строению нейроны были описаны нами у плода кошки и у котенка в гигантоклеточном ядре и в других ретикулярных ядрах моста и продолговатого мозга, где они располагались преимущественно в медиальных отделах (Гладкович и др., 1980; Шулейкина и др., 1982).

Нейроны с несколькими короткими и одним длинным дендритом. Эти нейроны представляют собой немногочисленную группу клеток (рис. 29), обнаруживаемых у интактного котенка только в раннем возрасте, в 1—5 дней. Главной отличительной чертой этих клеток была разница в строении дендритов одной и той же клетки. Подобные нейроны обладали небольшим телом (30 мкм), пятью короткими (140 мкм) негустоветвящимися дендритами и одним особо длинным (400 мкм), редковетвящимся дендритом.

Особенности строения подобного дендрита могут быть связаны с процессом «поиска» наиболее важных афферентов. Родственное явление было описано ранее (Сутулова, 1979) для спинальных мотонейронов плода человека, дендриты которых на ранних стадиях проникали далеко в белое вещество, в область прохождения первых нисходящих ретикулоспинальных аксонов. Можно думать, что в отличие от кустовидных клеток, которые обеспечивают повышение количества синаптических контактов путем повышенной разветвленности дендритов, выявленные клетки с одним длинным

дендритом избирательно специализировались по отношению к какому-то одному, наиболее важному и рано созревающему синаптическому входу. Дендриты указанных клеток ориентировались к спинальному тригеминальному тракту и к ретикулярной формации (рис. 31, *А*, *1*). Это свидетельствует о том, что в пределах тригеминальной системы данные клетки могут быть релейными

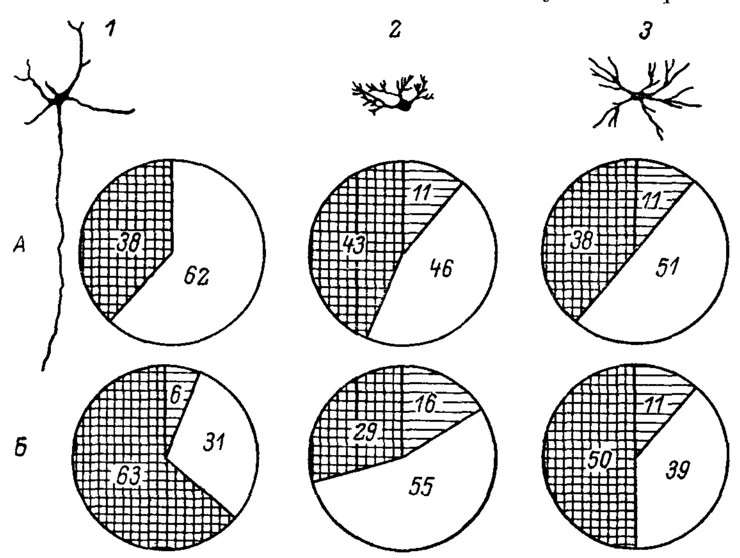


Рис. 31. Изменение ориентации дендритов, имеющих ФМВ, по отношению к прилежащим образованиям мозга.

А — интактные, *Б* — животные после перерезки язычного нерва. Приведено количество дендритов (в %), направленных к спинальному тригеминальному тракту (*горизонтально-вертикальная штриховка*), вестибулярным ядрам (*горизонтальная штриховка*) и к ретикулярной формации (*незаштрихованные секторы*). *1* — нейрон с одним длинным дендритом; *2* — кустовидные, *3* — древовидные клетки.

в отношении какой-то наиболее ранней и значимой для данного периода информации. Согласно выполненным нами ранее работам, это могла бы быть грубая тактильная и болевая чувствительность, которая в системе тройничного комплекса ядер созревает наиболее рано (Черников, 1979).

ИЗМЕНЕНИЕ ГЕОМЕТРИИ ТРИГЕМИНАЛЬНЫХ НЕЙРОНОВ ПОСЛЕ ПЕРЕРЕЗКИ ЯЗЫЧНОГО НЕРВА

Для того чтобы подойти к нейронным механизмам оральной депривации, были изучены морфометрические изменения тригеминальных нейронов, лишенных сенсорного притока по язычному нерву. Поскольку у интактного котенка было выделено шесть видов тригеминальных нейронов, ниже приводится описание изменений, наступающих при депривации именно у этих видов клеток. В литературе имеются указания об изменении мор-

фологии развивающегося и зрелого нейрона при афферентной депривации. Однако в большинстве эти работы не включают количественно морфологических данных, а сведения о влиянии депривации на отдельные виды клеток единичны (Smith, 1974; Grant et al., 1975; Bradley, Berry, 1976; Benes et al., 1977; Gobel, Bink, 1977; Westrum, Canfield, 1979; Berry et al., 1980; Angaut et al., 1982; Tsukahara et al., 1982).

Объектом исследования служили 30-дневные котята, которым в возрасте 5 дней производили двустороннюю перерезку язычного нерва. Учитывая, что процессы транссинаптической дегенерации четко проявляются в ядрах тройничного нерва начиная с двух недель (Westurum, Canfield, 1979), на исследование брался мозг через три недели после операции. На препаратах, окрашенных по Гольджи, исследовались каудальное, интерполярное и оральное ядра спинального тригеминального тракта. Для количественной характеристики отростков и тел нейронов использовался тот же морфометрический метод, что и в предыдущем разделе.

После перерезки язычного нерва среди нейронов каудального, интерполярного и орального ядер можно было выделить те же шесть видов клеток, что и у интактных животных. Это — два вида редковетвистых нейронов — короткодендритные и ретикулярные, и три вида густоветвистых — кустовидные, древовидные и мультиполярные гигантские. О нейронах с одним длинным дендритом будет сказано ниже. Значительная часть нейронов у оперированных животных обнаружила выраженные нарушения в строении тела и отростков, что проявилось в изменении размеров клеточных тел, длины и разветвленности дендритов и клетки, а также в ориентации дендритов и особенностей их ветвления. Все изменения были разделены на две группы: деструктивные, проявившиеся в уменьшении изучаемых параметров, и конструктивные, проявившиеся в их увеличении. Для всех исследованных видов клеток эти изменения проявились по-разному.

Редковетвистые.

1. Короткодендритные нейроны. Среди этих небольших клеток, обычно с округлым телом и короткими, изгибающимися, редковетвистыми дендритами было обнаружено всего 16 % измененных нейронов из общего числа зарегистрированных. Отклонение от нормального строения проявилось главным образом в избирательном удлинении одного дендрита до 230—250 мкм, в то время как остальные дендриты сохраняли обычную длину (145—165 мкм).

2. Ретикулярные нейроны. Измененные ретикулярные клетки составляли 68 % от общего числа зарегистрированных. Изменения носили как деструктивный, так и конструктивный характер (рис. 32, *А*). Деструктивные изменения проявились в укорочении дендритов с 290—370 мкм до 135—170 мкм. У некоторых нейронов избирательно укоротились все дендриты кроме одного. Короткие дендриты таких клеток имели длину 50—135 мкм, длинные — 235—365 мкм. Конструктивные изменения проявились в значительном увеличении разветвленности дендритов и клетки. Иногда

это происходило в результате появления на дендритах пучка тонких отростков, не свойственных ретикулярным нейронам в норме (рис. 33, *Б*). К отклонениям от нормального состояния можно отнести асимметричное отхождение дендритов от тела клетки, появление дендритов, перекрещивающихся или обвивающих друг друга, отхождение очень тонкого дендрита от толстого, появление клеток, имеющих форму биполяров с разной длиной и степенью

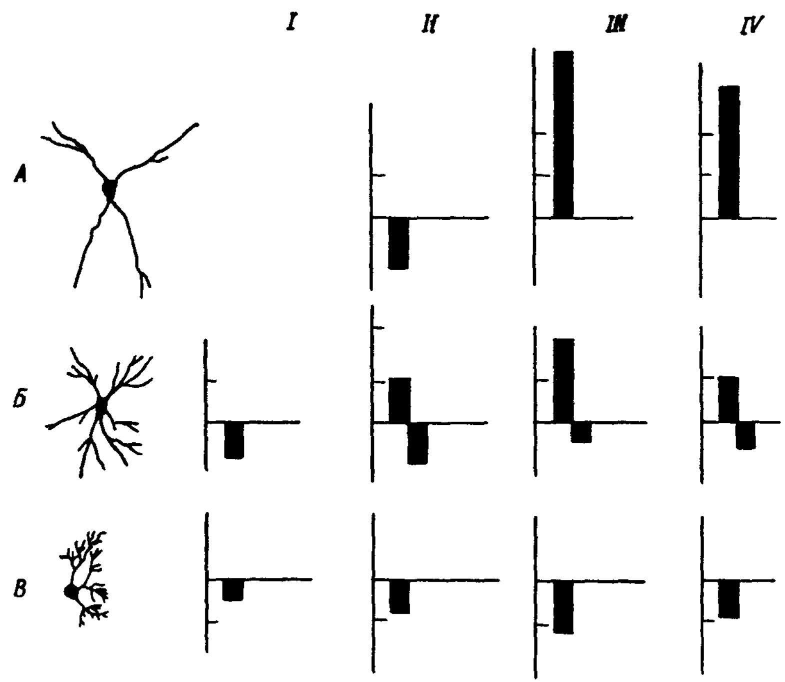


Рис. 32. Изменения морфометрических характеристик нейронов сенсорных ядер тройничного нерва после частичной деафферентации.

I — линейный размер тела клеток, мкм; *II* — длина дендритов, мкм; *III* — разветвленность дендритов; *IV* — общая разветвленность клетки, относительные единицы. *Горизонтальная линия* — значения соответствующих параметров у интактных 30-дневных котят. *Столбики, идущие вверх*, отражают конструктивные, *вниз* — деструктивные отклонения от нормы, %. *А* — ретикулярные, *Б* — древовидные, *В* — кустовидные нейроны.

разветвленности дендритов на полюсах (рис. 33, *А*). У некоторых клеток отмечено изменение углов отхождения вторичных ветвей дендритов (от острых в норме на тупые).

Густоветвистые.

1. Кустовидные нейроны. Изменения были обнаружены у 46 % клеток и носили преимущественно деструктивный характер. Практически у всех кустовидных нейронов уменьшились размеры клеточных тел, укоротились дендриты, понизились разветвленность дендритов и клетки (рис. 32, *В*). Вместе с тем были обнаружены единичные клетки, у которых один дендрит сильно удлинился, до 300 мкм при норме 150 мкм (рис. 34, *В*).

Число дендритов, имеющих ФМВ, у кустовидных нейронов уменьшилось с 43 до 28 %. Изменения в распределении ФМВ по оси дендрита проявились в увеличении их количества на дистальных участках. В ориентации дендритов с ФМВ также произошли изменения: значительно уменьшилось число дендритов с ФМВ, направленных к спинальному тригеминальному тракту

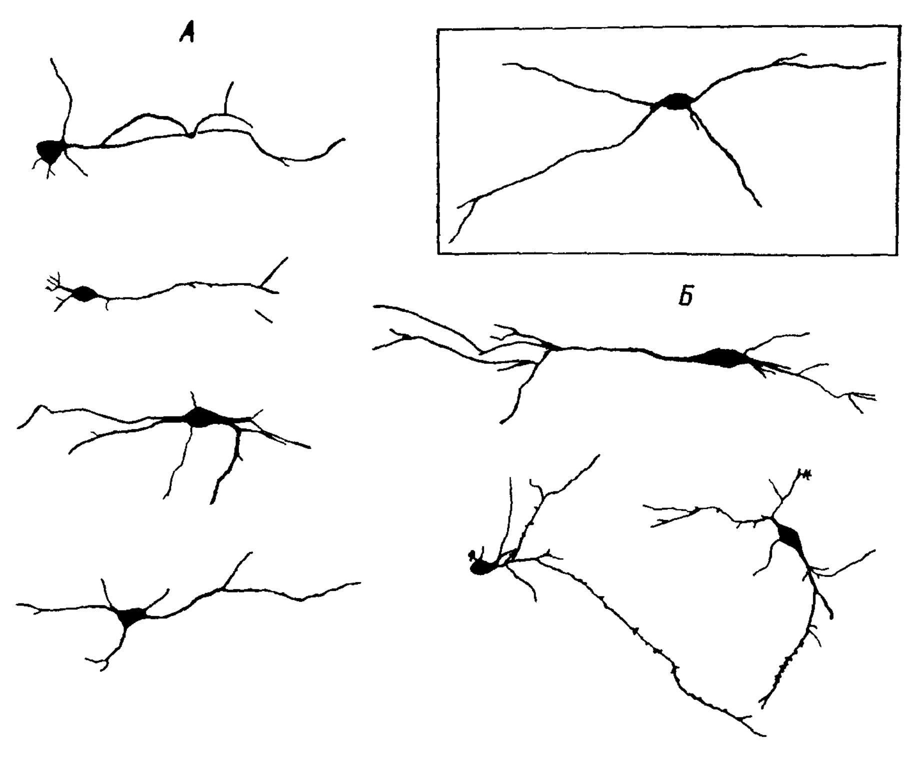


Рис. 33. Изменение геометрии ретикулярных нейронов после перерезки язычного нерва.

А — деструктивные, *Б* — конструктивные изменения. *В рамке* — ретикулярная клетка у интактного животного. Рисовальный аппарат. Метод Гольджи. *Масштаб* 100 мкм.

(с 43 до 29 %), и увеличилось число дендритов, направленных к ретикулярной формации с 46 до 54 %. Увеличилось также число ФМВ, ориентированных к вестибулярным ядрам (с 11 до 16 %) (рис. 31, *Б*, *2*).

2. Древовидные нейроны. В структуре этих клеток произошли наиболее существенные и разнообразные изменения. Измененные клетки составили 61 % от общего числа и носили как деструктивный, так и конструктивный характер (рис. 32, *Б*). Деструктивные изменения выразились в уменьшении размеров клеточных тел, в существенном укорочении дендритов, в значительном снижении разветвленности дендритов и общей разветвленности клетки

(рис. 35, *А*). У некоторых клеток избирательно укоротились все дендриты, кроме одного, так что эти нейроны приобрели своеобразное строение уже упоминавшихся клеток с несколькими короткими (60—155 мкм) и одним длинным (250—370 мкм) дендритом.

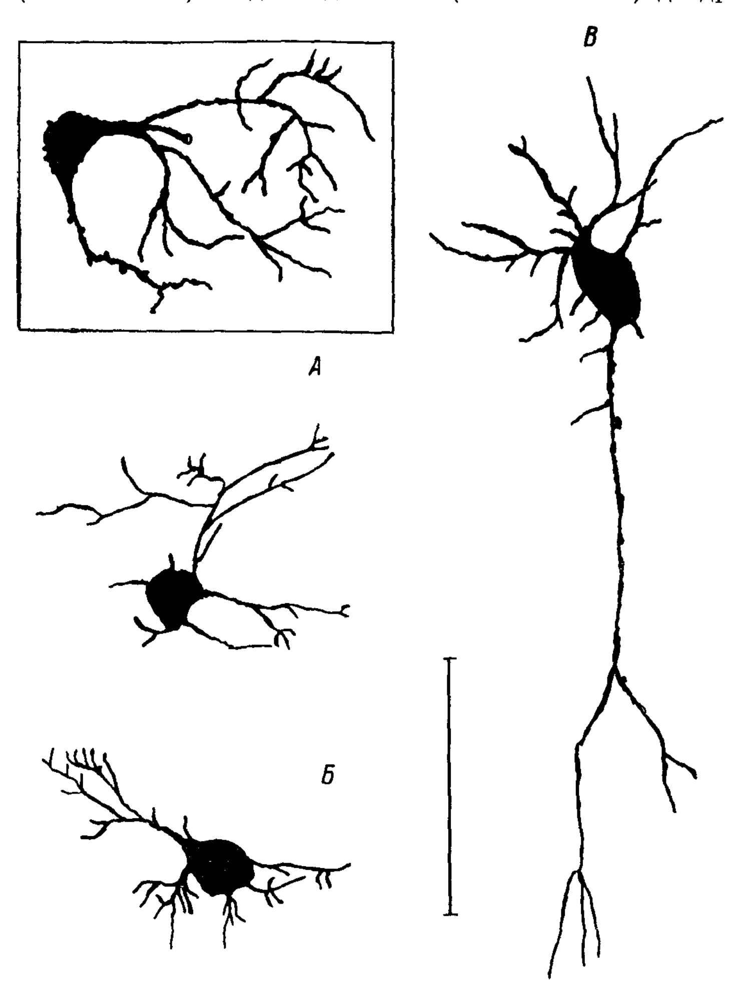


Рис. 34. Изменение геометрии кустовидных нейронов после перерезки язычного нерва.

А — уменьшение разветвленности; *Б* — укорочение дендритов; В — избирательное удлинение одного дендрита. *В рамке* — кустовидная клетка у интактного животного. Рисовальный аппарат. Метод Гольджи. *Масштаб* 100 мкм.

У других древовидных нейронов были обнаружены изменения строения, носящие отчетливый конструктивный характер. Это проявилось в увеличении размеров клеточных тел, существенном удлинении дендритов до 355—570 мкм (в норме 250—370 мкм), в значительном повышении разветвленности дендритов (рис. 35, *Б*).

Повышение разветвленности иногда было связано с появлением особо разветвленных узлов ветвлений на дендритах, часто на их конечных участках (дендритный спраутинг). Помимо описанных изменений, отмечалось появление клеток с асимметричным отхождением дендритов от тела, с утолщенными на большом протя-

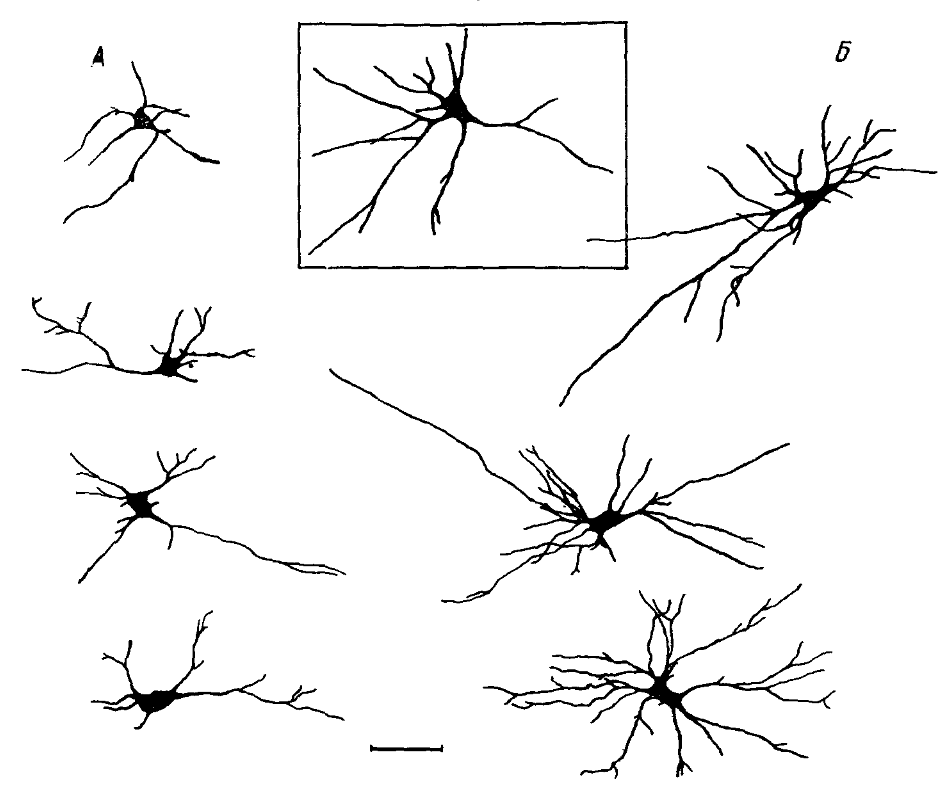


Рис. 35. Изменение геометрии древовидных нейронов после перерезки язычного нерва.

А — деструктивные; *Б* — конструктивные изменения. *В рамке* — древовидная клетка у интактного животного. Рисовальный аппарат. Метод Гольджи. *Масштаб* 100 мкм.

жении дендритами. В некоторых случаях удалось наблюдать на претерминальных ветвях дендритов типичные почки роста с филоподиями.

Анализ строения, локализации и ориентации ФМВ показал, что в условиях деафферентации их характеристики менялись. У древовидных нейронов, в норме имевших 22 % дендритов с ФМВ, при деафферентации их стало 32 %. В отдельных случаях увеличивалось и число ветвей в ФМВ, доходящих до восьми, хотя обычно оно равнялось трем. Изменилось распределение ФМВ по оси дендрита. Так, увеличилось количество узлов ветвления, расположенных как рядом с телом клетки, так и на дистальных

участках. Изменилась ориентация дендритов с ФМВ. Возросло с 38 до 50 % количество дендритов, направленных к спинальному тригеминальному тракту и уменьшилось с 51 до 39 % число дендритов, направленных к ретикулярной формации (рис. 31, *Б*, *3*).

3. Мультиполярные гигантские нейроны. Эти нейроны оказались единственными клетками, которые после перерезки язычного нерва не изменили своего строения ни по одному из параметров.

Нейроны с несколькими короткими и одним длинным дендритом. Как указывалось выше, у интактных котят подобные клетки были обнаружены только у новорожденных и отсутствовали у 30-дневных животных. В литературе удалось найти только единичные упоминания о нейронах со сходным строением, при этом их также видели или у новорожденных, или у сенсорно депривированных животных (Hulle et al., 1981).

Нейроны с одним длинным и несколькими короткими дендритами выявлялись у 30-дневных оперированных котят (рис. 34, *В*). Подобные нейроны, выделяемые в отдельную группу, у оперированных 30-дневных животных образовались за счет морфологических преобразований короткодендритных, ретикулярных, кустовидных и древовидных клеток. Как в норме, такие клетки частично образовывались за счет избирательного удлинения какого-то одного дендрита. В других случаях это произошло благодаря избирательному укорочению всех дендритов кроме одного. Можно думать, что оба феномена, приводящие в конечном счете к одинаковому результату, имели разную природу. В первом случае длинный дендрит отражал процесс «поиска» утраченных афферентов, во втором — свидетельствовал о том, что длинная дендритная ветвь в отличие от остальных сохранила связь с доминирующим афферентным входом. Сказанное подтверждает особенности ориентации длинных дендритов. У интактных новорожденных животных длинные дендриты были ориентированы к своему доминирующему входу — спинальному тригеминальному тракту — в 38 %, а у оперированных — в 63 % случаев (рис. 31, *А*, *1*). Это свидетельствует о том, что наличие у деафферентированной клетки длинного дендрита действительно может указывать на избирательный «поиск» или на сохранение связи с доминирующими афферентами.

Итак, после перерезки язычного нерва, которую можно расценивать как фактор транссинаптической деафферентации, на нейронах тригеминальных ядер был выявлен широкий круг пластических перестроек, названных деструктивными и конструктивными.

К деструктивным изменениям отнесено уменьшение размеров клеточных тел, длины и разветвленности дендритов, уменьшение количества отростков, направленных к спинальному тригеминальному тракту. Эти деструктивные изменения при афферентной депривации описаны в литературе (Smith, 1974; Grant, Advidsson,

1975; Benes et al., 1977; Gobel, Bink, 1977; Westrum, Canfield, 1979).

К конструктивным изменениям отнесено увеличение длины и разветвленности дендритов (дендритный спраутинг), появление клеток с одним длинным дендритом, увеличение количества дендритов, направленных к спинальному тригеминальному тракту, перемещение узлов ветвления по оси дендрита.

Характер деструктивных изменений позволил связать их с процессами атрофической, дегенеративной природы, а конструктивные изменения отнести к регенеративным приспособительным процессам, направленным в основном на усиление имеющихся и на «поиск» новых связей, повышающих вероятность встречи с ожидаемым афферентом. Эти изменения постсинаптического нейрона, возможно, имеют общую природу с описанными при депривации перестройками пресинаптических аксонов: появлением новых коллатералей с аксонным спраутингом (Kawagushi et al., 1979; Argaunt et al., 1982). Выявленные изменения структуры и локализации узлов ветвления дендритов, очевидно, отражают процессы общей перестройки дендритно-аксонных сочленений. Этому соответствуют сведения об изменении в условиях депривации локализации шипиков и синапсов (Angaunt et al., 1982; Tsukachara et al., 1982).

Таким образом, частичная сенсорная депривация вызывает сложные взаимонаправленные процессы, включающие пластические перестройки пресинаптических аксонов и постсинаптические изменения геометрии клетки-мишени.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ НЕЙРОНОВ ТРИГЕМИНАЛЬНЫХ И РЕТИКУЛЯРНЫХ ЯДЕР В СЕНСОРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Поскольку оказалось, что деафферентация языка повлияла на изученные виды клеток по-разному, можно было заключить, что импульсные потоки с язычного нерва по-разному взаимодействуют с тригеминальными нейронами. Это позволяет предположить, что в функциональной системе пищевого поведения эти виды клеток выполняют разные функции. Прежде всего оказалось, что из общего числа изученных видов клеток кустовидные оказались единственными, которые претерпели в основном деструктивные изменения. Подобный тип нейронов относят к категории релейных, что было показано на взрослых (Жукова, 1977; Леонтович, 1978) и на развивающихся животных (Jhaveri, Morest, 1982).

Известно, что релейные нейроны имеют малые рецептивные поля (Kalaska, Pomeranz, 1982) и обладают слабо выраженными конвергентными свойствами (Лиманский, 1976). При потере доминирующих афферентов целостность структуры релейных нейронов нарушается даже в случае, если приток от других синапти-

ческих входов сохранен (Gobel, Bink, 1977; Falls, Gobel, 1979). По-видимому, с этим и связан факт, что деафферентация приводит к существенным дегенеративным и функциональным изменениям именно у релейных клеток (Jhaveri, Morest, 1982; Kalaska, Pomeranz, 1982).

На основании всего вышеизложенного можно предположить, что описанные нами кустовидные нейроны, в наибольшей степени пострадавшие после перерезки язычного нерва, были для него релейными. В свою очередь аксоны язычного нерва являлись для данных клеток их доминирующими афферентами. С этим заключением совпадает тот факт, что количество дендритов, направленных к спинальному тригеминальному тракту, у кустовидных клеток после деафферентации значительно уменьшилось (рис. 35, *Б*, *2*). Интересно также, что количество измененных после деафферентации кустовидных нейронов было меньше (46 %), чем количество измененных древовидных и ретикулярных клеток (61 и 68 % соответственно). По-видимому, эта цифра соответствует числу тех кустовидных нейронов, которые были релейными только для аксона язычного нерва.

Все изложенное позволяет заключить, что потеря способности к сосанию в первые дни после операции у котенка связана с нарушением функции релейных кустовидных тригеминальных нейронов, обеспечивающих передачу импульсов с рецепторов языка, необходимых для оценки выполнения сосания.

Какие нейронные механизмы могут оказаться основой для восстановления сосания после второй послеоперационной недели? Очевидно, их надо искать среди клеток меньше пострадавших от деафферентации и претерпевших перестройки конструктивно-компенсаторного характера. В первую очередь к ним можно отнести древовидные нейроны. Этот тип клеток описан в составе сенсорных ядер (Жукова, 1977; Леонтович, 1978). В отличие от релейных кустовидных древовидные клетки можно отнести к сенсорным клеткам с поликонвергентными свойствами. По нашим данным, древовидные нейроны проявили разнообразные изменения своей структуры, носившие как деструктивный, так и конструктивный характер. Это позволило предположить, что для данных клеток аксоны язычного нерва не явились доминирующими афферентами и что на этих клетках конвергировали терминали от других тригеминальных входов.

Большой интерес представляет характер изменений дендритов у древовидных нейронов. Наблюдалось общее изменение всей длины дендритов или появление клеток с одним длинным дендритом, увеличение количества и разветвленности ФМВ, дендритный спраутинг и, наконец, значительное возрастание количества дендритов, ориентированных к спинальному тригеминальному тракту (рис. 35, *Б*, *3*). Такие сложные перестройки указывают на разнообразные взаимодействия древовидных нейронов со своими афферентами. По-видимому, деструктивные процессы произошли с теми дендритами, которые принимали терминали от язычного

нерва. Конструктивные изменения указывали на наличие компенсаторных процессов, направленных, очевидно, на «поиск» контактов с другими, оставшимися интактными, ветвями тройничного нерва.

Можно предположить, что восстановление сосания было связано с подобными древовидными нейронами. Обладая широкими конвергентными свойствами, данные клетки путем пластических перестроек приобрели способность к приему и передаче информации от других рецептивных зон, вероятнее всего от рецепторов губ, неба и ротовой полости. Именно эти импульсные потоки могли принять на себя функцию обратной связи при компенсации и восстановлении функции сосания.

Это предположение можно подкрепить фактами, полученными в близкой по замыслу работе (Kalaska, Pomeranz, 1982), выполненной на нейронах клиновидного ядра у котенка. В этом ядре электрофизиологическим методом были выявлены нейроны, передающие информацию от рецепторов передней лапы. После перерезки чувствительных веточек, иннервирующих эту зону, у клеток клиновидного ядра резко увеличивались рецептивные поля. Клетки начинали отвечать на тактильное раздражение таких кожных поверхностей, на которые в норме они не отвечали. Авторы связывают данный феномен с развитием компенсаторных процессов. Можно предположить, что морфологической основой этих процессов являются пластические перестройки, подобные тем, которые выявлены нами у древовидных клеток тригеминального ядра после его частичной деафферентации. В таком случае можно предположить, что компенсация сосания, наступающая после перерезки язычного нерва в наших опытах, обеспечивается за счет расширения рецептивных полей у древовидных нейронов.

В заключение следует сказать несколько слов о короткодендритных клетках. Малые размеры перикарионов и характер строения отростков позволяет предположительно отнести их к интернейронам. Это подтверждается и слабой зависимостью и малой структурной изменчивостью после деафферентации. Функциональная роль этих клеток, возможно, сводится к обеспечению межнейрональных связей между отдельными клеточными элементами в пределах тригеминального ядра.

При анализе функциональной роли ретикулярных и гигантских мультиполярных нейронов, выявленных в тригеминальных ядрах, прежде всего следует учесть, что эти виды клеток принадлежат к двум основным видам нейронов, характерным для ретикулярных ядер ствола (Леонтович, Жукова, 1963; Гладкович и др., 1980), а также, что в функциональной организации пищевого поведения структурам ретикулярных ядер отводится значительная роль (Шулейкина, 1971; Анохин, Шулейкина, 1977).

Первая группа фактов связана с нейронами ретикулярного типа. Было показано, что движения челюстей при жевании и сосании обусловлены активностью ритмически работающего бульбарного центра (Sumi, 1970; Dellow, Lund, 1971; Lund, Dellow, 1971).

В этой области локализован, по мнению авторов, водитель ритма пищевых движений. Он активируется импульсными потоками с оральных афферентов. Такие нейроны были обнаружены у взрослого кролика в мелкоклеточной части латеральной зоны бульбарной ретикулярной формации, прилегающей к ядру тройничного нерва (Sumi, 1970). Здесь расположены вентральное и парвоцеллюлярное ядра ретикулярной формации продолговатого мозга. Эти же клетки, принадлежащие к типу ретикулярных, выявлены и среди нейронов сенсорного тригеминального ядра. При низкочастотном электрическом раздражении вентрального и парвоцеллюлярных ядер воспроизводилось полноценное ритмическое сосание, включающее движение челюстей, губ и языка. Во время естественного сосания здесь регистрировалась синхронизация суммарной ЭЭГ с числом колебаний 10—20 в 1 с, одновременно наблюдаемая в группе других вышележащих образований, в том числе и в латеральном гипоталамусе. Регистрация импульсных ответов нейронов латеральной части медуллярной ретикулярной формации показала, что 60 % данных нейронов отвечает на раздражение языка или язычного нерва. Эти ответы можно получить не только у котенка, но и у плода кошки. При разрушении латеральных ретикулярных ядер естественное сосание сохранялось, но синхронизация ЭЭГ при сосании в вышележащих структурах исчезала. Наконец, латеральные ретикулярные структуры оказались высоко чувствительными к оральной деприващии. При анестезии языка здесь появлялась эпилептоидная активность (рис. 26, *А*, *Б*). После перерезки язычного нерва у клеток ретикулярного типа были выявлены разнообразные изменения геометрии тела и дендритов, носившие деструктивный и конструктивный (компенсаторный) характер (рис. 32). Все вышеизложенное позволяет предположить, что в латеральной мелкоклеточной части медуллярных ретикулярных ядер, а также в тригеминальных ядрах расположены нейроны — генераторы сенсорно модулируемого ритма сосательных движений. В отличие от древовидных и кустовидных клеток ретикулярные нейроны, выявляемые в тригеменальном ядре, участвуют не столько в проведении сенсорной информации с языка, сколько в обеспечении ритма сосания. Близкие по природе клетки, не являющиеся мотонейронами, были выявлены в моторном ядре тройничного нерва (Denavit-Saubie, Corvisier, 1972). Они отвечали на раздражение язычного нерва и разряжались в такт с движением челюстей. Их разряды были синхронны со вспышками активности в n. digastricus, по которому распространяются команды, поступающие к жевательным мышцам.

Второй тип ретикулярных структур, также связанных с интеграцией пищевого поведения, локализован более медиально в крупноклеточной части ретикулярной формации ствола, в области каудального ретикулярного ядра моста и бульбарного гигантоклеточного ядра. Во время сосания здесь регистрировался другой тип активности — медленные синусоидальные ритмы 2—4 в 1 с, одновременно наблюдаемые в вышележащих образованиях

лимбической системы. Этот ритм, по-видимому, не отражал состояния активации и не был связан с проведением сенсорных импульсов с периферии, так как его можно было зарегистрировать у котенка и в состоянии сна. Вместе с тем описываемые структуры оказались особенно чувствительными к сдвигу пищевого гомеостаза. При голоде здесь наблюдалась высокоамплитудная, высокочастотная активность 60 в 1 с, выявляемая даже до того, как обнаруживались изменения электрической активности в пищевых центрах гипоталамуса (Шулейкина, 1971; Анохин, Шулейкина, 1977). Это дало основание предположить, что в крупноклеточной части ретикулярной формации расположены нейроны, являющиеся командными при интеграции пищевого поведения в критических ситуациях и прежде всего при голоде.

Известно, что помимо сенсорно-модулируемого «стволового генератора активности» в продолговатом мозге имеется эндогенная пейсмекерная система, управляющая двигательными автоматизмами в пренатальном периоде и впоследствии затормаживаемая (Hamburger et al., 1966; Corner, 1978). Джейкобсон (Jacobson, 1974) приписывает происхождение ранних эндогенных двигательных автоматизмов крупным нервным клеткам, названным им макронейронами. Эти клетки несут автономные командные функции, не связанные с сенсорным притоком, и реализуют врожденные программы поведения. Подобные свойства принадлежат гигантским мультиполярным клеткам, описанным ранее в работах с ретикулярными ядрами ствола (Гладкович и др., 1980; Шулейкина и др., 1982). По данным Т. А. Леонтович (1978), по всей оси мозга, от спинного до конечного, тянется система таких нейронов в виде единичных клеток или их скоплений. Автор квалифицирует их как особо специализированные, обеспечивающие интеграторно-пусковые функции, запуск и интеграцию элементов поведения. Их можно приравнять к гигантским командным нейронам беспозвоночных. По-видимому, сходными свойствами обладали и гигантские мультиполярные нейроны тригеминальных ядер. Эти нейроны оказались единственными клетками, которые не изменили своего строения после перерезки язычного нерва, что свидетельствует о том, что они функционально независимы от данного сенсорного входа.

Все сказанное позволяет предположить, что расположенные в тригеминальных и ретикулярных ядрах гигантские мультиполярные нейроны могут быть командными клетками, обеспечивающими эндогенный механизм сосания. У интактного животного эти механизмы не выявляются, но при потере доминирующего сенсорного входа эндогенные процессы восстанавливаются и проявляются в феномене сенсорно независимого ложного сосания. По мнению Джейкобсона (Jacobson, 1974), деафферентация может возвратить функцию к более ранним, в норме подавляемым формам интеграции.

Тот факт, что структуры, имеющие в своем составе гигантские нейроны, оказались особо чувствительными к голоду, позволил

предположить, что здесь могут быть локализованы нейроны-церброцепторы, которые, согласно Е. Н. Соколову (1982), являются командными нейронами, несущими управляющие функции при изменении условий внутренней среды.

Итак, в основе сосания может лежать два командных механизма: сенсорно модулируемый и преимущественно эндогенный. С первым связаны функции ритмически активных нейронов ретикулярного типа, выявляемых в системе сенсорных тройничных ядер и в прилегающей зоне латеральной ретикулярной формации, со вторым — функция гигантских мультиполярных нейронов, расположенных как в пределах тригеминального комплекса, так и вне его, в медиальной зоне ретикулярной формации. Эти нейроны реализуют эндогенные механизмы сосания, обеспечивающие надежность и автономность пищевой функциональной системы независимо от поступающего афферентного притока.

ЛИТЕРАТУРА

Анохин П. К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса. — Бюл. эксперим. биол. и мед., 1948, т. 26, с. 81—99.

(*Анохин П. К.*) *Anokhin P. K.* Systemogenesis as a general regulator of brain development. — Progr. Brain Res., 1964, vol. 9, p. 54—86.

(*Анохин П. К., Шулейкина К. В.*) *Anokhin P. K., Shuleikina K. V.* System organization of alimentary behavior in the newborn and the developing cat. — Dev. Psychobiol., 1977, vol. 10, p. 385—419.

Гладкович Н. Г., Леонтович Т. А., Шулейкина К. В. Количественная морфологическая характеристика развивающихся нейронов ретикулярной формации ствола. — Нейрофизиология, 1980, т. 12, с. 53—61.

Гладкович Н. Г., Лущекина Е. А., Шулейкина К. В., Леонтович Т. А. Количественная морфологическая характеристика развивающихся нейронов сенсорных ядер тройничного нерва котят. — Нейрофизиология, 1982, т. 14, с. 592—600.

Гладкович Н. Г., Лущекина Е. А., Леонтович Т. А., Шулейкина К. В. Количественная морфологическая характеристика нейронов сенсорных ядер тройничного нерва котенка, развивающихся в условиях ограничения афферентного притока. — Нейрофизиология, 1985, т. 17, с. 137—145.

Гублер Е. В., Генкин А. А. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. 1973. 141 с.

Жукова Г. П. Нейронное строение и межнейронные связи мозгового ствола и спинного мозга. М.: Медицина, 1977. 159 с.

(*Леонтович Т. А.*) *Leontovich T. A.* Methodic zur quantitativen Beschreibungen subkortical Neurone. — Z. Hirnforsch., 1973, Bd 14, S. 59—87.

Леонтович Т. А. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. М., 1978. 383 с.

(*Леонтович Т. А., Жукова Г. П.*) *Leontovich T. A., Zhukova G. P.* The specificity of the neuronal structur and topography of the reticular formation on the brain and spinal cord of carnivora. — J. Comp. Neurol., 1963, vol. 121, p. 347—379.

Лиманский Ю. П. Структура и функции системы тройничного нерва. Киев, 1976. 255 с.

Лущекин В. С. Влияние обонятельной депривации на пищевое поведение котят. — Журн. высш. нерв. деят., 1981, т. 31, с. 173—175.

Лущекин В. С. Сенсорные факторы пространственной ориентации котенка: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. М., 1983. 16 с.

Лущекина Е. А. Физиологические и морфологические механизмы пищевого поведения котенка при сенсорной депривации: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. М., 1983, с. 23.

(*Максимова Е. В.*, *Максимова Л. И.*) *Maximova E.*, *Maximova L.* Functional maturation of visual cortex during prenatal and early postnatal ontogenesis. — In: Ontogenesis of the brain / Ed. S. Trojan, F. Stasthy. Praha, 1980, vol. 2, p. 547—553.

Соколов Е. Н. Концептуальная рефлекторная дуга как принцип организации нервной системы. — Вест. МГУ. Сер. 14. Психология. М., 1982, вып. 1, с. 3—12.

Сутулова Н. С. Пространственная организация нейронов спинного мозга в пренатальном онтогенезе человека. — В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М., 1979, с. 61—75.

(*Хаютин С. Н.*) *Khayutin S. N.* Sensory factors in the behavioral ontogeny of altrical birds. — In: Advances in the stady of behavior / Ed. J. S. Rosenblatt et al. New York, 1985, vol. 15, p. 105—152.

Хаютин С. Н., *Дмитриева Л. П.* Организация естественного поведения птенцов. М., 1981. 136 с.

Черников Ф. Р. Электрофизиологическая характеристика нейронов ядра одиночного пучка, тригеминальных и ретикулярных ядер. — В кн.: Нейронные механизмы развивающегося мозга. М., 1979. с. 187—199.

Шулейкина К. В. Пищевая функциональная система новорожденного и особенности ее саморегулирования. — В кн.: Очерки по физиологии плода и новорожденного / Под ред. В. И. Бодяжиной. М., 1966, с. 77—100.

Шулейкина К. В. Системная организация пищевого поведения. М., 1971. 280 с.

(*Шулейкина-Турпаева К. В.*) *Shuleikina-Turpaeva K. V.* Goal-directed behavior in ontogenesis. — In: Neural mechanisms of Goal-directed behavior and learning / Ed. R. E. Thompson et al. New York, 1980, p. 447—460.

(*Шулейкина К. В.*, *Хаютин С. Н.*, *Лущекин В. С.*, *Дмитриева Л. П.*) *Shuleikina K. V.*, *Khayutin S. N.*, *Lushchekin V. S.*, *Dmitrieva L. P.* Interaction of inborn and environmental sensory factors in ontogenesis of behavior in mammals and birds. — In: The learning brain. Moscow, 1983, p. 97—117.

Шулейкина К. В., *Раевский В. В.*, *Гладкович Н. Г.* Взаимосвязь геометрических и электрофизиологических характеристик нейронов ствола мозга котенка. — Нейрофизиология, 1982, т. 14, с. 140—148.

Angaunt P., *Alvardo-Mallart, R. M.*, *Jotelo C.* Ultrastructural evidence for compensatory sprouting of climbing and mossy afferents to the cerebral hemisphere after ipsilateral pedunculotony in the newborn rat. — J. Comp. Neurol., 1982, vol. 205, p. 101—112.

Benes F. M., *Parks T. N.*, *Rubel E. W.* Rapid dendritic atrophy following deafferentation an EN morphometric analysis. — Brain Res., 1977, vol. 122, p. 1—13.

Berry C. M., *Andersson F. O.*, *Brooks D. S.* Ascending pathways of the trigeminal nerve in cat. — J. Neurophysiol., 1956, vol. 19, p. 144—153.

Berry M., *McConnell P.*, *Sievers J.* Dendritic growth and the control of neuronal form. — In: Current topics in developmental biology / Ed. A. A. Mascona, M. Monroy. 1980, New York, p. 67—102.

Blass E. N., *Kenny Y. T.*, *Stoloff M.*, *Bruno Y. P.*, *Teicher M. N.*, *Hall Y.* Motivation, learning and memory in the ontogeny of suckling in albino rats. — In: Ontogeny of learning and memory / Eds N. E. Spear, B. Campbell. New York, 1978, p. 39—56.

Blass E. N., *Teicher M. N.*, *Cramer C. P.*, *Bruno Y. P.*, *Hall W. Y.* Olfactory, thermal and tactile controls of suckling in preanditory and previsual rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1977, vol. 91, p. 1248—1260.

Bradley P., *Berry M.* The effects of reduced climbing and parallel fibre input on Pukrinje cell dendrite growth. — Brain Res., 1976, vol. 109, p. 133—151.

Conrady S., *Skoglund S.* On motoneuron synaptogenesis in kittens. — Acta physiol. scand., 1966, Suppl. 333, p. 5—76.

Corner M. Spontaneous motor rhytms in early life-phenomenological and neurophysiological aspects. — Progr. Brain Res., 1978, vol. 48, p. 349—367.

Cowan W. M. Anterograde and retrograde transneuronal degeneration in the central and peripheral nervous system. — In: Contemporary research methods in neuroanatomy. Berlin; Heidelberg, New York, 1970, p. 217—250.

Cowan W. M. Neuronal death as a regulative mechanism in the control of cell number in the nervous system. — In: Development and aging in the nervous system / Ed. M. Rockstem. New York, 1973, p. 19—41.

Darian-Smith Y., Phillips G., Ryan R. Functional organization in the trigeminal main sensory and rostral spinal nuclei of the cat. — J. Physiol., 1963, vol. 168, p. 129—147.

Dellow P. G., Lund J. P. Evidence for central timing of rhytmical mastication. — J. Physiol., 1971, vol. 215, p. 1—3.

Denavit-Sauble M., Corvisier J. Cat trigeminal motor nucleus: rhytmic units firing in relation to opening movements of the mouth. — Brain Res. 1972, vol. 40, p. 500—503.

Edwards D. A., Thompson M. L., Burye K. G. Olfactory bulb removal vs peripherally induced anosmia: Differential effects on the aggressive behavior of male mice. — Behav. Biol., 1972, vol. 7, p. 823—828.

Falls W., Gobel S. Golji and EM Studies of the formation of dendritic and axonal cerbors: the interneurons of the substantia gelatinosa of Rolando in newborn kittens. — J. Comp. Neurol. 1979, vol. 187, p. 1—18.

Flanelly K. J., Dupree D. A., Thor D. H. Social responsiveness and Zn-induced anosmia in rats. — Bull. psychomom. Soc., 1977, vol. 10, p. 63—65.

Freeman N. C., Rosenblatt J. S. The interrelationship between thermal and olfactory stimulation in the development of home oreintation in newborn kittens. — Dev. Psychobiol., 1978, vol. 11, p. 437—457.

Gobel S., Bink J. M. Degenerative chavges in primary trigeminal axons and in neurons in nucleus caudalis following tooth pulp extirpation in the cat. — Brain Res., 1977, vol. 132, p. 347—354.

Gottlieb C. Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. — In: The biopsychology of development. New York, 1971, p. 67—129.

Grant G., Arvidsson Y. Trans ganglionic degeneration in trigeminal primary sensory neurons. — Brain Res., 1975, vol. 95, p. 265—279.

Hamburger V., Wender E., Oppenheim R. Motility in the chick embrio in the absence of sensory input. — J. Exp. Zool., 1966, vol. 162, p. 133—160.

Hafer M. A., Shair H., Singh P. Evidence that maternal vetral skin substances promote suckling in infant rats. — Physiol. and Behav., 1976, vol. 17, p. 131—142.

Hull C. D., McAllister J. P., Levine M. S., Adinolfi A. M. Quantitative developmental studies of feline neostriatal spiny neurons. — Dev. Brain Res., 1981, vol. 1, p. 309—322.

Jacobson M. A plentitude of neurons. — In: Aspects of neurogenesis / Ed. G. Gottlieb. New York, 1974, vol. 2, p. 154—169.

Jacquin M. F., Zeigler H. P. Trigeminal orosensory deafferentation dispurts feeding and drinking mechanisms in the rat. — Brain Res., 1982, vol. 238, p. 198—204.

Jhaveri S., Morest D. K. Sequential alterations of neuronal architecture in nucleus magnocellularis of the developing chicken: a Golji study. — Neuroscience, 1982, vol. 7, p. 837—853.

Johanson G. B., Hall W. G. The ontogeny of feeding in rats: influence of texture, home, odor, and sibbling presence on indestive behavior. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1983, vol. 85, p. 837—847.

Kalaska J., Pomeranz B. Chronic peripheral nerve injuries alter the somatotopic organization of the cuneaten nucleus in kittens. — Brain Res., 1982, vol. 236, p. 35—47.

Kawaguchi S., Jamamoto T., Samejima A. Electrophysiological evidence for axonal sprouting of cerebellar thalamic neurons in kitten ofter neonatal hemicerebellectimy. — Exp. Brain Res., 1979, vol. 36, p. 21—39.

Landgren S. Thalamic neurones responding to tactile stimulation of cat's tongue. — Acta physiol. scand., 1960, vol. 48, p. 238—254.

Llinas R., Sugimori M. Calcium conductance in Purkinje cell dendrites; role

in development and integration. — Progr. Brain Res., 1979, vol. 51, p. 321—334.
Lund R. D. Development and plasticity of the brain. Oxford, 1978. 370 p.
Lund J. P., Dellow P. G. The influence of interactive stimuli on rhytmical masficatory movements in rabbits. — Arch. Grel Biol., 1971, vol. 16, p. 215—223.
Miller G. H. Trigeminal deafferentation and ingestive behavior in rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1981, vol. 95, p. 252—269.
Miller M. G., Zeigler M. P., Miller A. F. Trigeminal deafferentation and feeding behavior patterns in the pigeoun (*columbia livia*). — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1978, vol. 92, p. 1025—1040.
Purpura D. P., Shofer K. J. Principles of synaptogenesis and their application to ontogenetic studies of mammalian cerebral cortex. — In: Sleep and the naturing nervous system. New York, 1972, p. 5—33.
Rosenblatt J. S. Suckling and home orientation in the kitten a comparative development study. — In: The biopsychology of development / Ed. E. Tobach, L. R. Aronson, E. Shaw. London; New York, 1971, p. 345—410.
Rosenblatt J. S. Stages in the early behavior of non-primate mammals. — In: Growing points in ethology / Ed. P. P. G. Bateson, R. A. Hinde. Cambridge, 1976, p. 345—383.
Sadun A. A., Pappas G. D. Development of distinct cell types in the feline zed nucleus: a Golji-Cox and electron microscapic study. — J. Comp. Neurol., 1978, vol. 182, p. 315—365.
Scheibel D. E., Davies T. L., Sheibel A. Maturation of reficular dendrites: loss of spines and development of bundles. — Exp. Neurol., 1973, vol. 38, p. 301—310.
Singh P. J., Tobach E. Olfactory bulbectomy and nursing behavior in rat pups (Wistar DAB). — Dev. Psychobiol., 1974, vol. 8, p. 151—164.
Smith D. E. The effect of deafferentation on the postnatal development of clark's nucleus in the kitten: A Golji study. — Brain Res., 1974, vol. 74, p. 119—130.
Snawden C. T. Motivation regulation and the control of meal parametrs with oral and intragastic feeding. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1969, vol. 69, p. 91—100.
Sumi T. Activity in single hypoglossal fibers during cortically induced and chewing in rats. — Pflüg. Arch. ges. Physiol., 1970, vol. 314, p. 329—346.
Tsukahara N., Fujito J., Oda J., Macola J. Formation of functional synapses in the adult cat red nucleus from the cerebrun following eross-innervation of forelimbed flexor and extensor nerves. — Exp. Brain Res., 1982, vol. 45, p. 1—12.
Westrum L. E., Canfield R. C. Normal loss of milk teeth causes degeneration of brain stem. — Exp. Neurol., 1979, vol. 65, p. 169—177.
Wyrwicka W. The development of food prefences Parental influences and the primacy effect. Springfield, 1981. 240 p.
Zeigler H. T. Trigeminal deafferentation and feeding behavior in the pigeon: sensorymotor and motivational effects. — Science, 1973, vol. 182, p. 1155—1158.
Zeigler H. P. Feeding behavior of the pigeon. — In: Advances in the study of behavior / Ed. J. S. Rosenblatt et al. New York, 1976, vol. 7, p. 285—389.
Zeigler H. P. Trigeminal deafferentation and feeding behavior in the pigeon: dissociation of tonic and phasic effects. — Anal. N. Y. Acad. Sci., 1977, vol. 290, p. 331—347.
Zeigler H. P., Karten H. Y. Central trigeminal structures and the lateral hypothalamic syndrome in the rat. — Science, 1974, vol. 186, p. 636—638.

Глава 4

МОТИВАЦИЯ КАК ФАКТОР ФОРМИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

МЕСТО МОТИВАЦИИ В ОРГАНИЗАЦИИ АДАПТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ РАЗВИВАЮЩЕГОСЯ ОРГАНИЗМА

К парадоксам развития физиологии поведения можно отнести проявление все большей терпимости к проникновению в нее психологических терминов по мере увеличения объема знаний о конкрентых механизмах, лежащих в основе взаимоотношения организма и среды. Так, понятие «мотивация», в недалеком прошлом находившееся вне пределов языка физиологии, начинает занимать в нем определенное место и привлекается к объяснению фактов, обнаруженных еще на заре изучения ВНД животных (Асратян, 1983). Более того, становится очевидным, что, игнорируя побудительные мотивы целенаправленного поведения, мы обедняем его анализ и вынуждены в конечном счете прибегать к таким понятиям, как «влечение», «побуждение», «драйв», близким «мотивации», но исторически ставшими менее популярными. С точки зрения физиолога, мотивации, так же как и охватываемый ими круг состояний, к которым относятся, в частности, аппетит, голод, сытость, жажда, — это механизмы, лежащие в основе удовлетворения биологических потребностей организма (Уголев, Кассиль, 1961). Такой подход позволяет ликвидировать некоторую двусмысленность, возникающую при использовании физиологами терминов, первично определяющих субъективное состояние человека, он хорошо согласуется с представлениями И. П. Павлова (1911) об «основных влечениях», «рефлексе цели» и А. А. Ухтомского (1950) о доминанте, определяющей «вектор поведения». Побудительные причины целенаправленных поведенческих актов, избирательное отношение к раздражителям внешней среды, выбор цели — явились предметом исследования многих физиологов, в трудах которых не используется понятие «мотивация». Здесь прежде всего необходимо упомянуть И. М. Сеченова (1866, 1900) и И. П. Павлова (1911), предложившего принципиальную схему системной организации пищевого центра. Представления о мотивационном поведении претерпели определенную эволюцию (Warden, 1931; Stellar, 1954, 1960; Уголев, Кассиль, 1961; Анохин, 1962, 1968; Черниговский, 1962; Кассиль и др., 1970; Судаков, 1971; Шулейкина, 1971; Симонов, 1975; Hinde, 1975; Grastyán, 1976; Wong, 1976; Mar-

shall, Teitelbaum, 1977; Marshall, 1980; см. также: Hunger..., 1978; Handbook..., 1983). Вместе с тем до сих пор круг явлений, определяемых понятием «мотивация», очерчен недостаточно четко. В него могут быть включены факторы, связанные с регуляцией дыхания, дефекации, мочеиспускания, но обычно мотивационное поведение ограничивают более узким перечнем сложных целенаправленных реакций безусловнорефлекторной природы, близких явлениям, обозначаемым как инстинкты. При этом обращается внимание на механизмы развития отдельных стадий мотивационных состояний, включающих формирование побуждения, отыскание цели, взаимодействие с нею, прекращающееся по завершении консумматорного акта и поступлении сигнализации, основанной на его подкрепляющем действии. С этой точки зрения рассматриваются мотивации голода, жажды, размножения, заботы о потомстве и другие.

При анализе мотивационного поведения обычно принимаются во внимание изменения внутренней среды, лежащие в основе гуморальной и нервной сигнализации, влияющей на состояние мозговых центров. Использование стереотаксической техники и электрофизиологических методов исследования ЦНС, фармакологический анализ поведения, сочетание классических и новых подходов к выяснению мотивационно-эмоциональных процессов привели к раскрытию механизмов, направленных на удовлетворение основных биологических потребностей. Бóльшая часть экспериментального материала, полученного в этой области, отражает поведение взрослых животных. Более сложен вопрос о механизмах формирования мотиваций в процессе онтогенеза. Если у зрелорождающихся животных к моменту рождения основные составляющие систем, обеспечивающих поддержание гомеостаза, достигают морфофункциональной зрелости, то у незрелорождающихся они достигают дефинитивного уровня лишь на определенном этапе постнатальной жизни. Можно ли при этом определять поведение на ранних этапах жизни как мотивационное или же его следует отнести к разряду автоматизированных реакций? По-видимому, этот вопрос отпадет, если мы в соответствии с теорией автоматического регулирования будем рассматривать организм на ранних этапах онтогенеза как достаточно совершенную систему. Сопоставление саморегуляции на всех ее уровнях в различные периоды жизни выявляет особенности взаимодействия различных систем, в конечном счете обеспечивающие достаточный для выживания адаптивный эффект. Сам факт достижения этого эффекта очевиден: неполное соответствие регуляторных систем развивающегося организма условиям существования означало бы его гибель и не могло бы, таким образом, проявиться в силу законов эволюционного процесса. С этой точки зрения, на любых этапах развития, включая и пренатальные, организму присущи саморегуляторные системы, необходимые для оптимального его формирования в данных средовых условиях. Сравнение уровней гомеостатирования определенных функций незрелого и взрослого

организма интересно и необходимо, но требует анализа биологической системы с позиций ее специфических потребностей и не может служить основанием для противопоставления возрастных адаптивных возможностей. В пренатальном периоде, когда эти возможности определяются относительным постоянством внешней среды и тесными гуморальными отношениями с организмом матери, репертуар поведенческих реакций, направленных на достижение полезных эффектов, крайне ограничен. В раннем постнатальном периоде мотивационное поведение расширяется, но оно также ограничено пребыванием в «гнезде». В дальнейшем по мере формирования организма связи с внешней средой расширяются, поэтапно включаются новые мотивационные системы, врожденные типы поведения видоизменяются в соответствии с выработкой условнорефлекторных стереотипов.

Казалось бы, приспособленность организма к данным условиям существования на разных этапах онтогенеза самоочевидна. Однако во многих исследованиях традиционно принимается за норму взрослое состояние, и в сопоставлении с ним регуляция на ранних этапах жизни рассматривается как несовершенная. Возможно, для некоторой наглядности полезно обратиться к саморегуляторным характеристикам у разных видов животных. Как отмечает Майр (Mayr, 1974), утверждение, что каждый вид адаптирован к своей среде, банально, ему свойственны специфическое предпочтение мест обитания, устойчивость к физическим факторам среды и ряд других биологических качеств. То же самое можно сказать и о представителе одного и того же вида применительно к приспособительным характеристикам его организма на каждом этапе онтогенетического развития.

Труднее решить проблему, касающуюся взаимоотношений регуляторных механизмов, направленных на текущее взаимодействие со средой и подготавливаемых для поддержания гомеостаза в более поздние периоды развития. Морфофизиологические исследования показали, что уже в пренатальном периоде формируются предпосылки поведения, проявляющегося только после рождения (Roux, 1881, 1885 — цит. по: Аршавский, 1975; Ahlfeld, 1890 — цит. по: Симонов, 1975; Coghill, 1934). П. К. Анохиным (1968) было развито представление о системогенезе как избирательном и ускоренном развитии в эмбриогенезе структур, минимально обеспечивающих функциональные системы, необходимые для выживания новорожденного. Как полагает И. А. Аршавский (1975), в концепции предваряющего, антиципаторного развития зародыша не учитывается его адаптация к специфическим условиям среды, создаваемым материнским организмом. Вряд ли целесообразно противопоставление механизмов текущего гомеостатирования и подготовки организма к следующему этапу онтогенеза. Можно ли, однако, с уверенностью постулировать ускоренное созревание одних структур, а не замедленное других, раннее включение которых может нарушить реализацию оптимальной для данных условий программы развития особи? Предположение

о замедленном включении в контур регуляции некоторых функциональных систем в пре- и постнатальном онтогенезе (Кассиль, 1982) подтверждается примерами последовательного структурного созревания, гормонального и медиаторного обеспечения центральных и периферических аппаратов регуляции вегетативных процессов, а также пищевого, оборонительного и полового поведения. Возможность раннего достижения дефинитивного уровня прослеживается при анализе регуляции некоторых вегетативных функций в пределах одного вида и сопоставлении близких видов зрело- и незрелорождающихся животных (например, зайцев и кроликов). Благодаря замедлению формирования системы пищевого насыщения и оборонительного поведения на ранних этапах жизни незрелорождающихся млекопитающих достигается оптимальный уровень их приспособления к среде. Хорошо известны преимущества позднего формирования дефинитивной половой активности и нарушения, вызываемые индуцированным разными причинами преждевременным половым созреванием. Регуляция темпов развития организма, в том числе и темпов формирования мотивационного поведения, определяется генетической программой и корригирующими влияниями внешней среды. Биологические возможности быстрого достижения дефинитивной зрелости как поведенческих, так и вегетативных функций иллюстрируются онтогенезом зрелорождающихся животных. В процессе эволюции отобрались механизмы замедления онтогенетического развития, повысившие конкурентоспособность вида при определенных условиях существования. Вместе с тем отсроченное формирование полового и родительского поведения является общей закономерностью индивидуального развития. Как будет видно из дальнейшего изложения, последовательность включения в регуляцию определенного мотивационного поведения определяется преимущественно не его сложностью, а адаптивной ролью в конкретной экологической обстановке.

ВКЛЮЧЕНИЕ МОТИВАЦИИ В РЕГУЛЯЦИЮ ПОВЕДЕНИЯ В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

Предпосылки мотивационного поведения в антенатальной жизни. Вопрос о возможности рассматривать некоторые поведенческие акты как мотивационные еще в антенатальном периоде развития спорен и не может быть решен однозначно в отношении животных разных видов. По-видимому, в этом периоде двигательную активность незрелорождающихся животных в некоторых случаях следует рассматривать как мотивационную. Что же касается зрелорождающихся, то некоторые элементы их поведения хотя и не подпадают полностью под это определение, обладают тем не менее целенаправленностью. Адаптивное изменение режима двигательной активности, направленное на ограни-

чение контакта с биологически отрицательным раздражителем, что обнаруживается, например, уже в периоде развития куриного эмбриона (Богданов, 1978), является предпосылкой формирования оборонительной мотивации. Очевидно, однако, что она далека от той сложной и многоконтурной мотивационной системы, которая присуща взрослой особи. Двигательная активность в антенатальном периоде содержит элементы, без которых было бы невозможно формирование мотивационного поведения в постнатальной жизни (Анохин, 1968; Волохов, 1968; Шулейкина, 1971; Войно-Ясенецкий, 1974; Gottlieb, 1976; Богданов, 1978; Sedláček, 1978; Василевский, 1979; Аршавский, 1982; Бурсиан, 1983; Богданов, Геворгян, 1984). Примеры раннего включения мотивационного поведения в систему механизмов поддержания гомеостаза, установления иерархических регуляторных влияний в ЦНС уже во время эмбриогенеза достаточно многочисленны, чтобы считать доказанным предваряющее формирование целенаправленных реакций. При определенных условиях, в частности преждевременном переходе к постнатальной жизни, эти реакции обеспечивают приспособление к изменившейся среде; при нормальном развитии они находятся в латентном состоянии, проявляясь лишь на определенной стадии индивидуального развития. Другие реакции активно формируются уже на стадии эмбриогенеза. К ним прежде всего следует отнести антенатальные акты сосания, глотания, предваряющие у некоторых млекопитающих развитие системы пищевого поведения.

Пренатальное формирование элементов пищевой мотивации. Сведения о рефлекторных реакциях, связанных с сосанием и глотанием, получены в многочисленных опытах, проведенных на эмбрионах и плодах зрело- и незрелорождающихся животных, а также человека, извлеченных из матки по медицинским показаниям. При сопоставлении динамики формирования двигательных актов и морфологического развития ЦНС было обнаружено раннее созревание двигательных ядер черепных нервов и вентролатеральной группы нейронов верхних шейных сегментов, что, как полагают, связано с координацией сосания, глотания и дыхания (Белова, 1980). Система внешнего дыхания формируется еще во внутриутробном периоде (обзоры: Аршавский, 1960; Peiper, 1962; Поликанина, 1966; Волохов, 1968; Голубева, 1971), что обеспечивает, с одной стороны, ряд функций, связанных с адаптацией плода в антенатальном периоде, а с другой — выживание при недоношенности. Раннее формирование систем, обеспечивающих дыхание, сосание и глотание, отражает рекапитуляцию стадии ротоглоточного дыхания предковых взрослых форм (Белова, 1980). Уже на эмбриональной стадии развития человека обнаруживаются координированные двигательные акты в ответ на стимуляцию рефлексогенных зон губ и слизистой рта, а в последующие периоды антенатального развития — всей лицевой поверхности и кистей рук (Humphrey, 1964). Эти рефлекторные акты определяются ранним созреванием волокон тройничного нерва, обнару-

женным как у зрело-, так и у незрелорождающихся млекопитающих. Тригеминальные рефлексы проявляются у плодов человека (Hooker, 1952; Humphrey, 1964), крыс (Angulo y Gonzalez, 1951), кошек (Windle et al., 1933; Windle, 1940, 1944), овец (Barcroft, Barron, 1937, 1939), кролика и морской свинки (Волохов, 1951). Функциональная роль этих рефлексов до конца не выяснена. Описанные еще в конце прошлого века дыхательные движения у человеческих плодов (обзор: Волохов, 1968) могут участвовать в регуляции кровообращения, питания, обмена газов. Аспирация амниотической жидкости в легкие способствует их структурной дифференцировке. Некоторые авторы считают возможным использование термина «дыхательная мотивация» (Надирашвили, 1980), разделив таким образом мотивационную и спонтанную двигательную активность плода. В опытах на плодах морской свинки обнаружено, что изменение у них газового состава крови вызывает три формы движений, характерных для определенного уровня мотивационного возбуждения. При максимально выраженной дыхательной мотивации наблюдается состояние пробуждения, направленное на «поиск воздуха».

Общность координации механизмов дыхания, сосания и глотания в антенатальном периоде не позволяет с достаточной точностью определить приспособительное значение фрагментов двигательной активности плода. Вместе с тем у человека уже к 21—24-й неделе внутриутробной жизни формируется сложный интегрированный акт сосания, включающий поиск, захватывание, создание вакуума в полости рта (Голубева, Шулейкина, 1966). Следовательно, заранее подготавливается система, связанная с реализацией пищевой мотивации. Можно ли, однако, считать сосание и глотание актами, направленными на удовлетворение потребностей в питательных веществах еще во внутриутробном периоде?

Заглатывание амниотической жидкости составляет естественный элемент внутриутробной жизни некоторых млекопитающих. При исследовании этого феномена на плодах овцы обнаружено, что они заглатывают до 700 мл амниотической жидкости в день. Полагают, что при этом имеет место стимуляция вкусовых рецепторов, способствующих созреванию системы вкуса. Наличие морфологически зрелых вкусовых рецепторов и дефинитивные электрические ответы в барабанной струне при химической стимуляции языка позволяют предполагать зависимость количества заглатываемой амниотической жидкости от ее состава (Bradley, Mistretta, 1973).

Более определенные сведения о пищевом поведении получены при исследовании птиц и рептилий, в эмбриогенезе которых функционирует механизм, обеспечивающий потребление и усвоение веществ, содержащихся в белковой оболочке яиц (Witschi, 1949; Romanoff, 1952; Рагозина, 1953; Зусман, 1968). Потребление этих веществ способствует раннему пренатальному созреванию системы пищеварения.

МОТИВАЦИОННОЕ ПОВЕДЕНИЕ НА РАННИХ ЭТАПАХ ПОСТНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Пищевое поведение. *Поисковая активность.* Удовлетворение потребности в пище у взрослых особей определяется сложной структурой мотивационного поведения, в которой важное место занимает ее поиск. В какой мере двигательная активность новорожденных животных может рассматриваться как целенаправленный поиск пищи? Ответ на этот вопрос неоднозначен: у разных представителей животного мира можно встретить разнообразные типы мотивационного поведения, в том числе и включение в регуляцию специфической пищевой активности на самых ранних этапах жизни. Поскольку основные исследования мотиваций проведены на млекопитающих, целесообразно сосредоточить основное внимание на представителях этого класса животных, лишь по мере необходимости привлекая примеры поведения представителей других классов.

Как видно по формированию в антенатальном онтогенезе функции сосания, некоторые элементы пищевого поведения являются к моменту перехода к постнатальной жизни достаточно зрелыми. Вместе с тем наблюдения над недоношенными детьми показывают, что у них нет еще целенаправленных, произвольных движений (Поликанина, 1966). Движения доношенных детей и новорожденных животных носят, как полагают многие исследователи, направленный поисковый характер. Например, новорожденный крольчонок через несколько часов после рождения энергично передвигается в поисках пищи (Волохов, 1968).

Описание поисковых движений, направленных на захват соска у новорожденных детей, уходит корнями в глубокую старину, как это отметил Пейпер (Peiper, 1962), давший обстоятельный обзор исследований этого феномена. При поглаживании щеки грудной ребенок поворачивает голову в сторону раздражения, при этом часто раскрывается рот и выпячиваются губы. Тактильное раздражение средней части верхней губы приводит к хоботкообразному раскрытию рта и запрокидыванию головы, раздражение нижней губы вызывает ее опускание и наклон головы вперед. При боковом прикосновении угол рта оттягивается в сторону раздражения, голова наклоняется набок. Эти рефлекторные движения меняются в зависимости от уровня пищевой депривации, общего утомления, эмоциональных факторов, т. е. их можно рассматривать в связи с мотивационным состоянием. Локализация соска облегчается качательными движениями головы, которые в ряде случаев проявляются без внешней стимуляции, в других же легко вызываются раздражением области щек и губ. Формирование мотивационного поведения у новорожденных занимает некоторое время: в первые часы жизни оральная активность не сопровождается поисковыми движениями, поиск груди наблюдается у ребенка, прожившего не менее суток (Шулейкина, 1971).

Поиски соска описаны у многих представителей млекопитающих (обзоры: Peiper, 1962; Уждавини, Шепелева, 1966; Волохов, 1968). Так же как и у новорожденных детей, поисковые движения головой без каких-либо внешних стимулов проявляются у щенков, котят, крысят, крольчат, мышат, а также детенышей кенгуру и оппоссумов. Эти движения прекращаются после локализации животными соска. У зрелорождающихся животных, морских свинок и зайцев, маятникообразные движения головой отсутствуют.

Сосание. Поисковая активность новорожденных млекопитающих заканчивается локализацией соска и сменяется пищевой активностью, связанной с потреблением молока. Сосание может быть вызвано теми же раздражителями, что и поиск соска, а также введением в ротовую полость продолговатых предметов. Поиск груди и сосание у новорожденных детей определяется как общим состоянием, так и степенью насыщения (обзор: Peiper, 1962). Можно вызвать у них сосательные движения укалыванием пальцев ног, потягиванием за волосы, тактильной стимуляцией ног и рук. Несмотря на формирование сосательного рефлекса еще в пренатальном периоде, его дозревание происходит уже в постнатальной жизни (обзоры: Peiper, 1962; Волохов, 1968; Шулейкина, 1971; Rosenblatt, 1979). Постепенно увеличивается эффективность сосания, оно автоматизируется, становится ритмичным. Первые кормления в значительной мере определяются химическим составом молока, в дальнейшем по мере автоматизации сосания оно регулируется преимущественно информацией от механорецепторов. По-видимому, в начальном периоде молочного вскармливания акт сосания не зависит от количества поступающего молока, так как новорожденный активно сосет даже пустышку (Шулейкина, 1971). У новорожденных щенков акты сосания проявляются даже в тех случаях, когда не высасывается молоко (Кассиль и др., 1979).

При оценке роли мотивационных процессов в формировании поведения, связанного с сосанием, следует обратить внимание на две группы фактов. Первая касается отсутствия корреляции между уровнем потребления молока и частотой актов сосания. У животных разных видов потребление молока варьирует в зависимости от величины помета и уровня лактации у самки (обзор: Rosenblatt, 1979). В период молочного вскармливания котята (Ewer, 1969) и щенки (Кассиль и др., 1977а, 1979) способны высасывать определенное количество молока, даже если они были до этого накормлены искусственно. Таким образом, внешние факторы играют в этом процессе ведущую роль, т. е. целенаправленное мотивационное поведение у новорожденных и зрелых животных реализуется по-разному. В отличие от последних детеныши не отвечают адекватным увеличением потребления пищи после периодов депривации. Согласно второй группе фактов, депривация повышает уровень пищевой мотивации, что приводит к усилению двигательной активности, играющей важную роль

как в поиске соска, так и в интенсивности акта сосания, и, следовательно, эффективность целенаправленной пищевой реакции повышается.

Формирование отдельных этапов целенаправленного пищевого поведения происходит разновременно, при этом у незрелорождающихся млекопитающих значительный отрезок постнатальной жизни характеризуется отсутствием связи между голодным побуждением и потреблением молока. У крысят этот феномен проявляется в первые 10 дней жизни (Amsel et al., 1976; Hall et al., 1977), у котят — в течение трех недель (Koepke, Pribram, 1971), у щенков — до конца первого месяца (Кассиль и др., 1977а, 1979). Таким образом, удовлетворение потребности в пище на ранних этапах жизни организовано иначе, чем в более позднем возрасте.

Безусловно- и условнорефлекторные факторы в формировании пищевого мотивационного поведения. Уже в антенатальном периоде развития организм взаимодействует с определенной средой, получает из нее сигналы и реагирует на них. Двигательная активность эмбриона и плода, заглатывание амниотической жидкости, проявление элементов пищевой активности — все эти стороны жизнедеятельности, направленной вовне, позволяют предполагать, что мотивационное поведение, естественно, в зачаточной форме возникает на самых ранних этапах онтогенеза. После рождения прослеживаются достаточно сложные типы реагирования на внешние сигналы, причем характер их проявления может видоизменяться в зависимости от внутреннего состояния. Представление о безусловнорефлекторной деятельности, введенное И. П. Павловым, оказалось особенно важным для анализа ранних этапов взаимоотношения организма и среды, так как безусловные рефлексы, особенно те, которые принято называть сложными, претерпевают в ходе индивидуального развития значительные изменения.

Врожденные пищевые рефлексы, как это было показано на примере формирования ориентировочной, поисковой и консумматорной активности в ответ на температурные, запаховые и вкусовые раздражители, появляются у представителей многих изученных детенышей млекопитающих в самом начале постнатальной жизни (обзоры: Peiper, 1962; Образцова, 1964; Уждавини, Шепелева, 1966; Волохов, 1968, 1970; Трошихин, Козлова, 1968; Шулейкина, 1971; Слоним, 1976; Rosenblatt, 1979). Эти рефлексы реализуются при тесном взаимодействии детеныша с матерью, т. е. в особой экологической среде, и видоизменяются при ее изменении. Специфическое пищевое поведение у детенышей представителей разных отрядов млекопитающих вызывается разными стимулами. Так, прикосновение волосками к коже крольчонка, особенно в области мордочки, вызывает движение по направлению к раздражителю, сосательные и жевательные реакции (Волохов, 1968). У щенка отдельные волоски не вызывают такое поведение, для этого нужны мягкие материалы, с помощью которых стиму-

лируются значительные участки поверхности кожи мордочки. Своеобразие подобных реакций исследовано у детенышей хищников (кошка, тигр, лев), ластоногих (тюлень) (Уждавини, Шепелева, 1966), приматов (Harlow, Zimmerman, 1959). У всех видов млекопитающих новорожденные положительно реагируют на теплую поверхность. Наиболее подробно исследованы температурные градиенты, связанные с ориентированием по отношению к матери и локализацией соска, у крысят (Thoman, Arnold, 1968; Hofer et al., 1976; Blass et al., 1977; Leon et al., 1978).

Пищевое рефлекторное поведение, связанное с поисками соска, вызывается также обонятельными стимулами, в частности запахом матери (Hofer et al., 1976; Holinka, Carlson, 1976; Teicher, Blass, 1976, 1977; Blass et al., 1977; Leon, 1978; Galef, Muskus, 1979; Rosenblatt, 1979; Moltz, Lee, 1981; Porter, 1983; Кассиль, Гулина, 1986). Полагают, в частности, что локализации соска способствует запах амниотической жидкости, которую мать наносит вылизывая поверхность живота (Teicher, Blass, 1977). Имеются также данные о привлекающих крысят феромонах, содержащихся в слюне крыс-матерей и наносимых ими на поверхность соска (Teicher, Blass, 1976).

Рефлекторное поведение новорожденных животных сосуществует с актами, которые связаны, по-видимому, с изменением внутреннего состояния. Последнее, возможно, определяет число периодов сосания, различное на разных этапах развития (Тропихин, Козлова, 1968; Образцова, Проданчук, 1969; Шулейкина, 1971; Кассиль и др., 1979).

Насколько стереотипно проявляются врожденные реакции у новорожденных животных? Как уже было отмечено, изменение мотивационного состояния, в частности усиление голодного побуждения, может менять протекание безусловнорефлекторной деятельности. Однако при сравнении поведения животных в приблизительно одинаковых условиях, когда можно предположить отсутствие значительной разницы в уровнях мотивации, выясняется, что в зависимости от предыдущего опыта, даже кратковременного, врожденная рефлекторная деятельность может видоизменяться. Анализ врожденной деятельности затрудняется тем, что она дополняется условнорефлекторными элементами (Быков, Слоним, 1960; Уждавини, Шепелева, 1966; Слоним, 1976). Кроме того, некоторые врожденные реакции, связанные с питанием, проявляются не сразу после рождения, а спустя значительное время после него. При этом можно обнаружить критический период их появления, связанный обычно с переходом от молочного кормления к дефинитивному питанию. В это время происходит преобразование двигательного и секреторного компонентов пищевого поведения, в которых тесно переплетаются врожденные и приобретенные формы поведения, направленные на специализированный выбор пищи (обзор: Уждавини, Шепелева, 1966). Выбор и потребление пищи определяется видовыми особенностями, т. е. безусловнорефлекторными факторами, состоянием

внутренней среды (потребность, основанная на избытке или недостатке определенных веществ в организме), условнорефлекторными реакциями, основанными на индивидуальном опыте (обзоры: Уголев, Кассиль, 1965а, 1965б; Кассиль и др., 1970; Кассиль, 1972, 1983; Кассиль, Макухина, 1980). Существенную роль при этом играет подражательное поведение — выбор той пищи, которую поедали родители (Galef, 1971; Galef, Clark, 1972). Специфические предпочтения пищи могут возникать под влиянием факторов, связанных с запахом и некоторыми составляющими материнского молока (Galef, Clark, 1972; Galef, Henderson, 1972; Cheal, 1975; Leon, 1975; Bronstein, Crockett, 1976а, 1976b; Ferrell, 1984; Кассиль, Гулина, 1986).

Быстрое формирование обучения, изменяющее протекание врожденного пищевого поведения, с одной стороны, может рассматриваться, как пластичность последнего, а с другой — заставляет предположить существование механизмов, неполностью совпадающих с теми, которые присущи дефинитивной условнорефлекторной деятельности. По-видимому, в раннем возрасте проявляются особые формы обучения, которые характеризуются видоизменением врожденных рефлексов и фиксированием биологически значимых связей. Так, у щенков в возрасте 16—18 дней появляется положительная реакция на мясо, закрепляемая, если контакт с ним сохраняется (Аршавский, 1954, 1958), тогда как у 7-месячных щенков, вскормленных хлебно-молочной пищей, первоначальная реакция на мясо отрицательна. Эти наблюдения, а также данные о изменении врожденных пищевых рефлексов в зависимости от условий питания в раннем возрасте позволяют рассматривать их с точки зрения феномена запечатления (Fabricius, 1951; Промптов, 1956; Moltz, 1960; Понугаева, 1973; Аршавский, 1975) или натуральных условных рефлексов (Уждавини, Шепелева, 1966; Слоним, 1976). Роль запечатления четко выявлена у выводковых птиц. Так, у цыплят оно проявляется на 3-й день жизни (Hess, 1964), но уже через 30 мин после вылупления кормление определенной пищей приводит к последующему ее предпочтению (Capretta, 1969). Близкие данные получены на черепахах (Burghart, Hess, 1966). Возможно, фиксация направленности пищевого выбора в раннем онтогенезе имеет место также у незрелорождающихся млекопитающих. По-видимому, длительное созревание мозга у незрелорождающихся животных в значительной степени маскирует у них проявление запечатления и делает более сложным дифференцирование его с условнорефлекторной деятельностью (Симкин, 1973).

Оценка обучения на ранних стадиях постнатальной жизни нередко оказывается противоречивой из-за рассмотрения его с точки зрения критериев формирования условнорефлекторной деятельности взрослых животных. Между тем анализ поведения новорожденных животных следует проводить, учитывая экологическую среду и адекватность используемых раздражителей. Кроме того, не всегда правильными являются представления о ли-

нейном улучшении поведенческих характеристик с увеличением возраста животного. Эти положения могут быть проиллюстрированы на примере анализа обучения новорожденных щенков. По одним данным (Трошихин, Козлова, 1968), условный рефлекс может быть выработан у новорожденного щенка на комплекс, включающий обонятельный, вкусовой, тактильный и температурный раздражители, по другим — условнорефлекторная деятельность проявляется у щенков лишь на 3-й неделе жизни (Образцова, 1964). Изучение формирования поведения щенков на протяжении первого месяца жизни (Кассиль, Гулина, 1986) показало, что уже с первых часов после рождения можно выработать целенаправленную пищедобывательную реакцию как на естественный, так и на искусственный изолированный обонятельный стимул. Вместе с тем следует выделить несколько этапов обучения, каждый из которых характеризуется специфическими особенностями. Первые 3 дня являются так называемым критическим периодом, во время которого целенаправленная пищевая реакция вырабатывается при однократном сочетании обонятельного стимула с потреблением молока. Такой вид обучения близок к импринтингу, однако отличается от реакции запечатления у выводковых птиц, у которых он значительно менее пластичен. У щенков указанная реакция сохраняется без подкрепления лишь в течение 24—36 ч, кроме того, она может быть переделана после сочетания кормления с другим обонятельным раздражителем. Исследование спектра предпочтений определенных запахов показало, что положительная реакция на запах матери формируется уже во внутриутробном периоде. В дальнейшем она фиксируется при повторных кормлениях. В период с 4-го по 10-й день жизни способность к обонятельному запечатлению пропадает, а в дальнейшем формируется новый механизм обучения, который уже можно рассматривать как истинно условнорефлекторный. При этом выработка целенаправленной пищевой реакции на обонятельный стимул возникает уже при многократном сочетании его с потреблением молока.

Данные о сроках выработки пищевых двигательных условных рефлексов у крольчат на искусственные раздражители противоречивы (обзоры: Образцова, 1964; Волохов, 1968). У детенышей обезьян они были выработаны на 3-й (Mason, Harlow, 1958), у детей — на 4-й (Lipsitt, Kaye, 1964), у крысят — на 3-й день жизни (Thoman, Arnold, 1968; Hall, 1979; Johanson, Teicher, 1980; Pedersen et al., 1982).

Следует отметить, что авторы, описавшие способность к выработке условных пищевых рефлексов в самом начале постнатальной жизни, не проводили систематического их анализа, обычного для исследования такого рода обучения у взрослых животных. Поэтому приобретенные в раннем онтогенезе реакции обычно рассматриваются как условно-безусловные. Начальный же отрезок жизни незрелорождающихся животных характеризуется как

период преимущественно безусловнорефлекторной адаптации (Образцова, 1964).

Вместе с тем факт формирования приобретенных навыков в первые дни после рождения очевиден, следовательно, животные этого возраста способны к обучению. Известно, однако, что в раннем возрасте еще не созрели дефинитивные механизмы памяти (Campbell, Spear, 1972; Образцова и др., 1973; Coulter, 1979). Возможно, что угашение неподкрепляемых реакций у новорожденных животных зависит от недостаточной фиксации энграмм памяти. Те же реакции, которые систематически повторяются, не угасают, что способствует закреплению наиболее существенных в данных экологических условиях навыков, т. е. оптимальному приспособлению к данной окружающей среде. Обращает на себя внимание быстрота формирования навыков в этом возрасте, а также быстрая переделка врожденных реакций. Механизм этого явления изучен недостаточно.

После перехода к самостоятельному питанию расширяются контакты с внешней средой, образуются условные пищевые рефлексы на разнообразные индифферентные раздражители. В период экзальтации, характеризующийся усилением возбудительного процесса, формирование условных рефлексов происходит особенно быстро, в дальнейшем интенсивность и уровень условных рефлексов снижается (Образцова, 1964). По-видимому, преобладание возбудительного процесса над тормозным отражает в этом периоде и повышенную пищевую мотивацию.

Формирование питьевой мотивации. Удовлетворение потребностей в пище определяет в раннем периоде жизни направленность поведения. У млекопитающих молоко полностью удовлетворяет потребности растущего организма в воде, поэтому в естественных условиях питьевое поведение у новорожденных не проявляется. Для выяснения, насколько подготовлены механизмы жажды и ее удовлетворения в раннем возрасте, проведены специальные исследования (Adolph, 1947; Bruce, Kennedy, 1951; Křeček, Křečková, 1957; Kennedy, 1967; Křeček, 1970; Almli, Weiss, 1974; Friedman, Campbell, 1974; Almli et al., 1976; Almli, 1978; Bellinger, Bernardis, 1982; Epstein, 1983). В первые дни жизни щенки и крысята отказываются от воды, такой же отказ наблюдается у детей (Adolph, 1947). В этот период отсутствуют не только поведенческие реакции, направленные на потребление воды, но и не достигается дефинитивный уровень регуляции водно-солевого баланса. В опытах на крысятах показано, что с 14-го дня жизни они могут потреблять воду, однако если им предоставлен выбор между водой и молоком, предпочитается последнее (Křeček, Křečková, 1957). Предпочтение молока воде имеет место и после 24-часовой водной депривации. Только с 28—30-дневного возраста крысята начинают избирательно пить воду, чтобы ликвидировать вызванную депривацией дегидратацию. Вместе с тем дегидратация, связанная с введением гипертонических растворов соли, обусловливает преимущественное потребление воды уже у 24-дневных крысят.

Это обстоятельство позволяет предполагать, что отказ от воды в естественных условиях определяется не отсутствием системы, ответственной за питье, а различными уровнями мотивации, связанными с несовершенством центральных механизмов регуляции и особенностями поддержания водно-солевого равновесия (Kennedy, 1967; Teitelbaum et al., 1969b; Cheng et al., 1971).

Мотивация жажды, вызванной разными причинами (вне- и внутриклеточной дегидратацией, гиповолемией, активацией ренин-ангиотензинной системы), формируется на разных этапах онтогенеза, что и находит проявление в неодновременной реализации питьевого поведения в ответ на разные внутренние стимулы (Friedman, Campbell, 1974). Таким образом, отсутствие дефинитивного питьевого поведения в раннем постнатальном онтогенезе основано на мотивационных составляющих, а не на несовершенстве механизмов потребления воды. В пользу такого заключения свидетельствуют данные о заглатывании плодами амниотической жидкости (Аршавский, 1965, 1967; Widdowson, 1969; Закс, Никитин, 1975), что может рассматриваться как первое проявление пищевого и питьевого поведения (Bradley, Mistretta, 1973). Определенные компоненты питьевого поведения отмечены у крысят. В возрасте от 6 до 10 дней некоторые крысята слизывали с губ нанесенную на них каплю воды, с 11—12-го дня эта реакция проявлялась у всех животных и была более интенсивна (Almli, Fisher, 1977). Стимуляция рецепторов ротовой полости струйкой воды вызывает ее заглатывание уже у двухдневных крысят, подвергшихся воздействию дипсогенных раздражителей (Wirth, Epstein, 1976).

Формирование агрессивно-оборонительной мотивации. Переход к самостоятельной жизни сопровождается расширением круга раздражителей, с которыми приходится сталкиваться молодой особи. Готовность к ответу на эти раздражители возникает задолго до того, как в нем возникнет потребность. Если рассматривать оборонительное поведение как защитный механизм, направленный на сохранение особи, можно прийти к заключению о начале его формирования еще в антенатальном периоде. Двигательная активность эмбриона и плода может быть связана с оптимизацией его положения в утробе. Способность отвечать на болевое раздражение, обнаруженная у плодов животных и человека (обзор: Peiper, 1962), свидетельствует о раннем созревании систем, связанных с оборонительным поведением. Однако эти реакции могут поддерживаться на спинальном уровне, поэтому они далеки от сложных поведенческих актов, которые принято обозначать как мотивационное поведение. Что же касается постнатального развития, то у незрелорождающихся животных, растущих в в «гнезде» и практически отгороженных от опасностей внешнего мира заботой родителей, оборонительная мотивация, по-видимому, еще не сформировалась. Возможность запечатления связывается некоторыми исследователями (Moltz, 1960) с минимальным уровнем страха в раннем постнатальном периоде жизни. У зрелорож-

дающихся животных, например у выводковых птиц, продолжительность времени отсутствия страха исчисляется только часами. Отсутствие агрессивно-оборонительной мотивации не мешает предваряющему развитию связанного с ней поведения, которое проявляется в игровой деятельности (обзор: Hinde, 1975) и на которое влияют такие средовые факторы, как ранняя изоляция и стрессорные воздействия (Melzack, 1964; Wong, 1976; Лозовская, Кассиль, 1977).

Исследование оборонительных реакций у крыс (Bolles, Woods, 1964) показало, что реакция замирания, характерная для мотивации страха, возникает у них только в возрасте 23—26 дней. В «открытом поле» показано, что дефекации, отражающие, как полагают, уровень эмоциональности (боязливости), впервые появляются у крысят в возрасте 18—23 дней (Candland, Campbell, 1962; Кулагин, 1982).

Агрессивно-оборонительные реакции имеют существенное значение при установлении иерархических отношений в сообществе животных. Предполагается, что предтечей этих отношений является груминг (уход за шерстью), вначале индивидуальный, а затем направленный на другую особь (Bolles, Woods, 1964). Интересно отметить, что груминг связан также с организацией пищевого поведения (Fentress, 1983).

На примере цыплят показано постепенное формирование агрессивного поведения, которому свойственна амбивалентность мотивации — побуждение к нападению и бегству (Hinde, 1975). Вначале у цыплят появляется агрессивность по отношению к незнакомым движущимся объектам, позднее — к своим сородичам (Evans, 1968). Оборонительные реакции у цыплят являются фактором, ограничивающим реакцию следования; реакция избегания новых движущихся объектов появляется у них через 12 ч после вылупления и окончательно сформировывается к 33—36-му часу (Hess, 1959).

У незрелорождающихся животных страх формируется в значительно более позднем периоде развития: у макак резусов на 20—40-й день жизни (Harlow, Zimmerman, 1959), у собак — на 7—8-й неделе (Freedman et al., 1961; Scott, 1962; Fox, 1971).

Оборонительное поведение, уровень страха, так же как и агрессии, зависят от условий воспитания (Kahn, 1951; Melzack, Scott, 1957; Levine et al., 1965; Fuller, Clark, 1966a, 1966b; Denenberg et al., 1966; Hudgens et al., 1967, 1968).

Большое внимание уделялось исследованию формирования в онтогенезе оборонительных условных рефлексов, однако данные о времени их появления противоречивы. Вероятно, сказывается различие в методических подходах к изучению приобретенных оборонительных реакций. По данным ряда авторов, они формируются позднее пищевых (обзор: Волохов, 1968, 1970). По-видимому, позднее формирование мотивации страха может оказать влияние на время появления возможности выработки этих условных рефлексов. Оно приурочено у незрелорождающихся животных

к периоду распада «гнезда», когда расширение контактов с окружающим миром становится опасным для жизни детенышей (обзоры: Образцова, 1964; Волохов, 1968, 1970; Трошихин, Козлова, 1968; Вавилова и др., 1975).

Использование раздражителей, адресующихся к рано созревающим сенсорным системам, позволяет наблюдать оборонительные условные рефлексы уже в начале постнатального периода. В первые дни жизни можно выработать, в частности, оборонительные условные рефлексы при введении в ротовую полость щенка раствора хинина (Stanley et al., 1963; Bacon, Stanley, 1970; Stanley, 1970). Отметим, что, хотя это поведение и можно охарактеризовать как оборонительное, оно тесно связано с пищевой активностью. Это же касается вкусовых аверсий, т. е. изменения положительного вкусового стимула на отрицательный при сочетании его с интоксикацией (обзоры: Кассиль, Макухина, 1980; Кассиль, 1983). В отличие от обучения при действии экстероцептивного подкрепления вкусовые аверсии, вырабатываемые на интероцептивные стимулы, формируются уже после одного сочетания условного и безусловного раздражителей на ранних стадиях онтогенеза крысы (Кассиль, Макухина, 1980, 1983) и собаки (Вавилова, Кассиль, 1983, 1984). По-видимому, быстрое образование и дефинитивная выраженность вкусовых аверсий связаны с биологической их значимостью (угроза для жизни при потреблении токсичных пищевых продуктов). Возрастные особенности вкусовых аверсий у собак проявляются в более быстром их угашении у молодых животных (Вавилова, Кассиль, 1983).

Таким образом, можно предполагать, что этот вид обучения обусловлен достаточно высоким уровнем мотивации, но менее совершенной памятью на ранних этапах жизни.

Вместе с тем при использовании адекватных раздражителей (струи холодного воздуха) можно выработать устойчивую условнорефлекторную реакцию избегания у щенков моложе 9 дней (Bacon, Stanley, 1970).

При выработке реакции пассивного избегания электрического тока установлено, что у щенков длительность сохранения реакции страха меньше, чем у взрослых собак (Айвазашвили, Джавришвили, 1974). Вместе с тем при исследовании этой реакции у крыс разного возраста показано, что уровень страха выше у молодых животных (Куликова, Кассиль, 1984).

Постепенное улучшение обучения оборонительным навыкам с возрастом проявляется в снижении числа сочетаний условного и безусловного раздражителей для достижения определенного критерия обучения (обзоры: Образцова, 1964; Myslivečk, Hassmanová, 1979). При этом весьма сложна оценка разных типов оборонительных реакций, поскольку они различаются по сложности поставленной перед животным задачи, решение которой зависит не только от уровня мотивации, но и от точности движений, способности к запоминанию, использования опыта в решении других задач (феномен «переноса»). В раннем возрасте быстрее

формируются навыки на натуральные раздражители, молодые животные с большим трудом ассоциируют искусственный раздражитель с биологически значимой реакцией. Вместе с тем в раннем возрасте легко осуществляется перенос навыка из оборонительной ситуации в пищедобывательную, в то время как у взрослых собак высокий уровень страха мешает такому переносу (Кассиль, Лозовская, 1981).

Уровень мотивации наиболее точно определяется при обучении более простым навыкам. Так, при исследовании обучения избавлению от электрического тока (несигнализируемая реакция, которую правильнее рассматривать не как условный, а как суммационный рефлекс) показано, что с увеличением силы тока повышается скорость обучения (Nagy, Misanin, 1973). Этот феномен получен на мышах в возрасте 5—15 дней, т. е. в период молочного вскармливания, когда обычные оборонительные условные рефлексы еще не образуются. Работа свидетельствует о том, что оборонительная мотивация выражена уже в начальном периоде жизни. В исследованном возрасте обнаружено постепенное увеличение времени сохранения рефлекса, что характеризует этапы формирования в онтогенезе кратковременной и долговременной памяти (Nagy et al., 1972; Nagy, Sandman, 1973; Nagy, Murphy, 1974).

МОТИВАЦИИ, СВЯЗАННЫЕ С РЕПРОДУКТИВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ И ЗАБОТОЙ О ПОТОМСТВЕ

Формирование половой мотивации. Половое развитие особи является длительным процессом, включающим антенатальный и постнатальный периоды жизни (обзор: Donovan, Werff ten Bosch van der, 1974; Adler, Allen, 1983). Формирование репродуктивной функции — наиболее яркий пример замедленного развития поведения, преждевременное дефинитивное проявление которого нарушает процесс нормального онтогенеза. Несмотря на позднее половое созревание в его окончательном виде, внешние признаки половой мотивации рано включаются в поведение, не играя при этом специфической служебной роли. Описаны элементы брачного поведения у птиц и рыб, возникающие независимо от половой мотивации (Hinde 1975).

Половое развитие и проявление половой мотивации тесно связаны не только с гормональными перестройками на определенных этапах онтогенеза, но также с общественным поведением и условиями существования в раннем возрасте. Отсутствие адекватного окружения, воспитание в условиях изоляции резко изменяют протекание репродуктивного поведения (обзоры: Hinde, 1975; Wong, 1976; Manning, 1982). Животные, выращенные в изоляции, часто неспособны к нормальной половой активности (Gerall, 1963; Folman, Drori, 1965; Fox, Stelzner, 1966; Harlow, Harlow, 1966; Mitchell et al., 1966; Turner et al., 1966; Gerall et al., 1967; Beach, 1968; Gruendel, Arnold, 1969; Хананашвили, 1972; Thor,

1980). Элементы полового поведения, несмотря на их фрагментарность, оказывают положительное воздействие на формирование репродуктивного поведения у животных, достигших половой зрелости (Whalen, 1961, 1973; McGill, 1962; Beach, 1968). Существенное значение имеет опыт, приобретаемый в период полового созревания и после его наступления. Для самцов млекопитающих опыт спаривания важнее, чем для самок (Beach, 1947). У самцов при этом формируется предпочтение запаха самок, находящихся в эструсе (Carr et al., 1965; Carr, 1974; Johnston, 1974; Rogel, 1978; Johnston, Coplin, 1979). Половая мотивация может сохраняться и после кастрации, если до нее имеется опыт спаривания (Rosenblatt, Aronson, 1958; Lydell, Doty, 1972).

Мотивация заботы о потомстве. Как и репродуктивное поведение, реакции беременной самки, кормление детенышей обоими родителями и другие реакции, направленные на сохранение и выращивание потомства, чрезвычайно разнообразны в животном мире и определяются ходом эволюционного процесса, являя пример специфического соответствия определенной экологической среде. Эти типы реакций проявляются на поздних этапах онтогенеза и тесно связаны с предшествующей им репродуктивной деятельностью, хотя и определяются новым гормональным фоном и включением в регуляцию иных, чем при воспроизведении потомства, функциональных систем.

В начальной стадии жизни незрелорождающихся млекопитающих мать следит за тем, чтобы они не расползались, и возвращает их, когда это происходит, в «гнездо» (Beach, Jaynes, 1956). У крыс это явление продолжается до 21-го дня жизни крысенка, после чего мать перестает возвращать его в «гнездо». Если появляются новые пометы, мать продолжает возвращать всех детенышей, причем эта реакция сохраняется и по отношению к особям, достигшим 3—4-месячного возраста.

Выше описывалось влияние материнских феромонов на взаимодействие матери и детеныша.

Материнское поведение существенно связано с условиями воспитания и может нарушиться при ранней изоляции и стрессорных воздействиях (Thoman, Arnold, 1968; Harlow et al., 1971; Herrenkohl, Lisk, 1973).

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ МОТИВАЦИОННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Центральные механизмы регуляции. На разных этапах онтогенетического развития организму свойственны определенные активные действия. Уже в антенатальном периоде реализуются поведенческие акты, в которых проявляются элементы мотивационного возбуждения и которые служат предтечей формирования целенаправленной активности в постнатальном периоде. Вместе с тем мотивационное поведение требует весьма сложной

центральной организации, способности к оценке афферентного потока информации, формирование под влиянием потребности целенаправленного поведенческого акта. Поэтому полноценная мотивация возникает на довольно позднем этапе онтогенетического развития. Созревание мозга является важнейшей основой формирования мотиваций. На каждом этапе онтогенеза уровень развития нервных центров соответствует текущим потребностям. Кроме того, с опережением формируются системы, готовые к деятельности на следующих этапах развития. Включение их в контур поведенческих реакций определяется, как правило, созреванием элементов гормонально-гуморальной регуляции.

Дефинитивное проявление мотивационного возбуждения связано с работой всей ЦНС, но значение отдельных ее структур в этом процессе неоднозначно. Важнейшую роль в организации мотиваций играют большие полушария головного мозга. Позднее их созревание компенсируется в начальных фазах постнатального развития включением в регуляцию более древних структур лимбической системы (Вавилова, 1968, 1972; Никитина, 1971).

Особую роль в мотивационном поведении играет гипоталамус, осуществляющий интеграцию поведенческих и вегетативных функций и являющийся центральным звеном в регуляции гомеостаза.

Исследование онтогенетических особенностей участия гипоталамуса в формировании мотивационного поведения показало, что, несмотря на раннее включение некоторых целенаправленных актов (связанных, например, с пищевой активностью), как структурные, так и функциональные характеристики гипоталамических мотивационных центров не достигают у незрелорождающихся животных дефинитивной зрелости к моменту рождения. Так, при сопоставлении ряда морфологических показателей латерального отдела гипоталамуса и его вентромедиальных ядер обнаружено, что к моменту рождения они достигают дефинитивной зрелости у морской свинки, но у собаки и крысы окончательное их созревание происходит лишь в период постнатального онтогенеза (Дмитриева, Кассиль, 1983). Таким образом, гипоталамические структуры, связанные с регуляцией состояний голода и сытости, окончательно созревают в процессе постнатальной жизни. Наиболее длительным оказывается развитие вентромедиальных ядер («центра сытости»). Позднее созревание гипоталамических отделов пищевого центра проявляется в преобладании потребления пищи не по метаболическим (калорическим), как это происходит у взрослых особей, а по сенсорным (преимущественно вкусовым) параметрам, что показано на примере регуляции пищевого поведения у щенков (Кассиль и др., 1977а). Крысята также регулируют потребление пищи преимущественно по вкусовым сигналам: в отличие от взрослых животных, они не могут приспособиться к синтетическому корму, содержащему хинин (Кассиль, Комарова, 1978; Кассиль, 1983). Недоразвитие «центра сытости» оказывается полезным для оптимального роста и развития в условиях конкуренции за материнское молоко, поэтому данный механизм можно

рассматривать как весьма важный полезный признак, а не как отставание в развитии, обеспечивающее минимальное, а не оптимальное приспособление к среде. Следует заметить, что бесспорный факт адаптации животного к условиям существования на любом отрезке онтогенеза заставляет отказаться от квалификации определенной функциональной системы как несовершенной. Таковой она представляется только в сравнении с подобной системой у взрослого животного. Однако на каждом этапе развития имеются свои составляющие регуляторной системы, в конечном счете обеспечивающие необходимый приспособительный эффект.

Функциональное созревание гипоталамуса исследовалось также в условиях разрушения некоторых его отделов. Электролитическое разрушение латеральной области гипоталамуса у 2—21-дневных крысят приводило к их гибели, однако она имела место на фоне анорексии, а не афагии, что характерно для взрослых животных. Подобное воздействие в 25-дневном возрасте вызывало такие же изменения в пищевом поведении, как и у взрослых крыс, что позволило сделать вывод о дефинитивной зрелости «центра голода» у животных этого возраста (Almli, Golden, 1974, 1976a, 1976b; Lytle, Campbell, 1975). При двустороннем разрушении латерального гипоталамуса у однодневных крысят сосание полностью не прекращалось, и, хотя несколько ухудшилось прикрепление к соску, животные не требовали искусственного кормления, и у них не было в дальнейшем проявления адипсии и афагии (Almli et al., 1979). Таким образом, в самом начале периода молочного вскармливания эффект разрушения «центра голода» не приводит к таким драматическим последствиям, как в более позднем возрасте. По-видимому, первая неделя жизни крысенка связана со становлением морфологической и функциональной (нейромедиаторной) функции, обеспечивающей пищевую мотивацию (Millhouse, 1969; Breese, Traylor, 1972; Coyle, 1974; Stricker, Zigmond, 1976; Erinoff, Heller, 1978; McMullen, Almli, 1978).

Сопоставление пищевого и питьевого поведения при разрушении различных структур головного мозга (обонятельных луковиц, лобных долей коры больших полушарий, латеральной области гипоталамуса, черного вещества, ретикулярной формации, вкусовых центров) показало разновременность их созревания в онтогенезе крысы. Критический период нарушения пищевого и питьевого поведения при гипоталамических повреждениях — 7—8 дней, тогда как подобные нарушения после разрушения фронтальных долей возникали только начиная с 60-дневного возраста (Almli, 1978).

Значительная роль в регуляции пищевой и питьевой мотивации отводится биологически активным веществам. Нарушение баланса медиаторов в ЦНС изменяет поведение уже на ранних этапах жизни. Повреждение черного вещества, т. е. мощной дофаминергической системы, у 10- и 25-дневных крысят ведет к на-

рушению сосания и потребления пищи и воды (Almli, Fisher, 1977).

Разрушение вентромедиальных ядер гипоталамуса («центра сытости») у взрослых животных вызывает гиперфагию и ожирение (Anand, Brobeck, 1951). Подобное вмешательство на крысятах после их перехода к дефинитивному питанию вызывает у них серьезные перестройки эндокринной функции, относительное увеличение содержания жира в организме, однако не приводит к гиперфагии (Kennedy, 1957, 1967; Bernardis, Skelton, 1965, 1967; Han et al., 1965; Bernardis, Goldman, 1976; Bray, York, 1979). Эта особенность может быть связана с естественной гиперфагией, свойственной развивающейся особи.

Участие гипоталамических центров в регуляции пищевой, а также некоторых других мотиваций определяется многими факторами, в частности морфологическим созреванием, функциональной готовностью к участию в организации поведения, чувствительностью к действию биологически активных веществ. Очевидно, однако, что уже в первые дни жизни гипоталамические центры, связанные с пищевой мотивацией, участвуют в регуляции поведения. Имеются данные и о раннем включении в регуляцию мотиваций других подкорковых структур. Показано также, что повреждение некоторых из них в раннем возрасте оказывает влияние на поведение взрослых животных. В частности, двустороннее повреждение миндалины у 7—8-дневных крысят резко усиливает у взрослых крыс поведение, связанное с убийством мышей (Eclancher et al., 1975).

Морфологическая и функциональная незрелость ряда подкорковых структур не означает, что они полностью выключены из контура регуляции. Так, по отношению к некоторым реакциям животные раннего возраста сходны с гиппокампэктомированными взрослыми особями (Altman et al., 1973). Однако и незрелый гиппокамп может оказывать существенное влияние на поведение, нередко противоположное тому, которое имеет место во взрослом состоянии. По отношению к пищевому поведению гиппокамп в раннем возрасте проявляет инициирующее действие, тогда как у взрослых животных ему более свойственны тормозные функции (Вавилова, Дмитриева, 1977; Вавилова, 1979).

Поздно формируются корковые механизмы регуляции. Пищевое поведение щенков до полуторамесячного возраста имеет подкорковую организацию. Дефинитивное участие неокортекса в обеспечении пищевой активности проявляется только в возрасте 3.5 мес (Хананашвили, 1972).

Характер участия отдельных структур мозга в реализации поведения зависит от баланса биологически активных веществ в ЦНС. На ранних этапах развития преобладают процессы возбуждения, наиболее выраженные в экзальтационном периоде развития (Образцова, 1972). Возможно, преобладание возбудительного процесса над тормозным является следствием более раннего созревания адренергических и более позднего — холи-

нергических систем мозга. У крыс холиномиметики ограничивают вызванное фенамином психомоторное возбуждение лишь с 20—25-дневного возраста, тогда как адренергическая активность хорошо выражена уже у десятидневных животных (Campbell et al., 1969; Fibiger et al., 1970). Вместе с тем абсолютный уровень адренергической активности в раннем возрасте невелик, что является фактором, ограничивающим избыточное возбуждение. Искусственное повышение содержания адренергических медиаторов в мозге приводит к появлению форм поведения, в обычных условиях проявляющихся в более позднем возрасте. Так, при самораздражении мозговых «зон награды» или при принудительной стимуляции «зон наказания» у щенков 7—8-дневного возраста хорошо выражена антигравитационная реакция поддержания позы на всех четырех лапах, которая в норме выявляется лишь к 16—20-дневному возрасту (Ватаева, Кассиль, 1977, 1979; Кассиль, Ватаева, 1984).

Перестройки регуляции пищевого поведения связаны с созреванием нейромедиаторных систем мозга. Показано,что формирование серотонинергической системы приводит к угнетению активности сосания (Nock et al., 1978).

Нервные и гуморальные факторы развития мотиваций в онтогенезе. *Экстеро- и интероцептивная сигнализация.* Опыты по изучению влияния обедненной и обогащенной среды на развитие мозга и поведение (обзоры: Diamond et al., 1972; Walsh, Cummins, 1975; Волохов, Шимко, 1980; Дмитриева, Кассиль, 1982) показывают важность экстероцептивной сигнализации для становления функций мозга. Чем выше уровень организации, тем существеннее для формирования мотиваций нормальный сенсорный приток. Показано, что у молодых обезьян изоляция приводит к «аутизму» и отказу от пищи (Harlow, 1969). Хорошо изучено влияние ранней зрительной деприваций на развитие мозга и поведение животных (обзоры: Барсова, Писарева, 1980; Пигарева и др., 1980; Поликанина, 1980). Исследованы нарушения пищевого поведения при выключении вкусовой и обонятельной рецепции (Шулейкина, 1971).

В меньшей степени изучена роль интероцептивной сигнализации в формировании поведения развивающихся животных. Основное внимание здесь обращалось на участие афферентации от рецепторов пищеварительного тракта в формировании состояний голода и сытости (обзор: Кассиль, 1976). Известно, что у взрослых животных существует известная корреляция между периодическими сокращениями незаполненного пищей желудка и инициацией голода. У собак периодическая двигательная активность желудка формируется поздно — лишь ко времени полового созревания (Кобакова, 1968). Поэтому формирование голодной мотивации у щенков не связано с закономерными периодами сокращений желудка (Буткевич, Кассиль, 1982; Кассиль, Буткевич, 1982). Заполнение желудка пищей служит сигналом к прекращению пищевой активности у взрослых животных. Вопрос

об участии механорецепторов желудка в торможении голодного побуждения окончательно не разрешен. По данным одних авторов (James, 1957; Friedman, 1975), в периоде молочного вскармливания роль сигналов от механорецепторов желудка в формировании насыщения несущественна, по данным других (Кравицкая, 1951; Satinoff, Stanley, 1963; Stanley, Bacon, 1963; Stanley, 1970, 1972; Houpt, Epstein, 1973; Houpt, Houpt, 1975; Drewett, Cordall, 1976; Drewett, 1978), растяжение стеиок желудка оказывает тормозное влияние на активность сосания. В опытах на щенках показано, что порог тормозных влияний раздражения механорецепторов желудка на пищевую мотивацию у новорожденных щенков выше, чем у животных старшего возраста (Кассиль и др., 1977а). Необходимо принять во внимание сигнальную роль афферентации от рецепторов желудка в регуляции пищевого поведения и возможность ее условнорефлекторного изменения у взрослых животных (Кассиль, 1959; Уголев, Кассиль, 1961). У новорожденных животных эти регуляторные механизмы, по-видимому, еще не развиты, что связано с незрелостью высших отделов мозга. Следует принять во внимание также недостаточную зрелость «центра сытости» в вентромедиальных ядрах гипоталамуса (Дмитриева, Кассиль, 1983), что способствует поглощению большого количества молока и успешной конкуренции за молоко в условиях большого помета.

Раннее включение в регуляцию интероцептивных факторов прослежено на примере формирования условнорефлекторных вкусовых аверсий. Показано, что они могут быть выработаны в раннем возрасте у крысят (Кассиль и др., 1977б; Кассиль, Макухина, 1980, 1983, 1984) и щенков (Вавилова, Кассиль, 1981, 1983, 1984). В этих опытах показано, как велика роль экстероцептивной сигнализации в формировании реакций, связанных с интероцептивным подкреплением. У щенков и крысят длительность сохранения аверсии была значительно больше, если тестирование проводили в экспериментальной камере.

Гуморальные факторы. У взрослых животных мотивации существенно связаны с уровнем биологически активных веществ, а также различных продуктов межуточного обмена. Пищевая активность зависит от содержания в организме некоторых гормонов, уровня метаболитов в крови, усвоения их тканями (обзоры: Уголев, Кассиль, 1961; Кассиль и др., 1970). Как происходит преобразование потребности в пище в целенаправленное пищевое поведение у животных раннего возраста? Вопрос этот окончательно не решен, показано, однако, что становление дефинитивной регуляции пищевой мотивации происходит в постнатальном периоде.

Одна из наиболее популярных теорий регуляции пищевого поведения («глюкостатическая теория») связывает голодное побуждение с обменом глюкозы. Предполагается, что уровень возбуждения «центра голода» в латеральном гипоталамусе определяется усвоением глюкозы его глюкорецепторами. Состояние насыщения за-

висит от функции глюкорецепторов «центра сытости» в вентромедиальных ядрах гипоталамуса. Введение инсулина взрослым животным вызывает гипогликемию, которая ведет к инициации голода. В опытах на щенках (Кассиль и др., 1977а; Кассиль, Комарова, 1978) было обнаружено, что введение небольших доз инсулина в первые недели жизни вызывает значительную гипогликемию, не изменяя уровня мотивации. Лишь в возрасте 28—30 дней это воздействие приводит к увеличению потребления пищи. Интересно отметить, что с 20—22-го дня инсулин, не влияя на потребление пищи, повышал уровень мотивации: пищевое поведение щенков становилось более целенаправленным и активным. Таким образом, в онтогенезе собаки постепенно формируются механизмы, связывающие обмен углеводов с пищевым поведением, причем отдельные их элементы включаются в регуляцию поведения разновременно. В начальном периоде жизни введение крысятам инсулина также не приводит к гиперфагии (Teitelbaum et al., 1969а), эта реакция возникает только с 25-дневного возраста (Lytle et al., 1971).

У взрослых животных адренергическая активация, вызываемая фенамином, приводит к анорексии. У крысят эта реакция проявляется только с 15-дневного возраста (Lytle et al., 1971). Вместе с тем катехоламинергическая система, активируемая фенамином, функционирует у крыс уже с первых дней жизни. Предполагается, что фенамин не вызывает анорексию по той причине, что он не может подавить мощную систему, реализующую акт сосания (Raskin, Campbell, 1981).

Предполагается, что в раннем периоде жизни жировой обмен играет более важную роль в регуляции пищевого поведения, чем углеводный (Kennedy, 1969). В опытах на щенках (Кассиль и др., 1977а) показано, что влияние инсулина на потребление пищи зависит от содержания в организме жира. Когда инсулин начинает влиять на потребление пищи (28—30-й день), направленность этого влияния различна у тучных и тощих щенков: у последних, как и у взрослых животных, инсулин повышает потребление, у первых же он его снижает.

В условиях гипергликемии, вызываемой введением 2-дезокси-D-глюкозы, у взрослых животных значительно повышается потребление пищи. Однако у крысят эта реакция не формируется до 4—5-й недели жизни (Houpt, Epstein, 1973).

Влияние некоторых гормонов раньше включается в регуляцию пищевого поведения. Так, введение 21-дневным крысятам холецистокинина вызывает у них, как и у взрослых животных, состояние сытости (Bernstein et al., 1976).

Этапы включения отдельных фрагментов регуляции питьевого поведения исследовались преимущественно в опытах на крысятах. Показано, что введение полиэтиленгликоля, вызывающего гиповолемию, приводит у 16-дневных крысят к такой же питьевой реакции, как и у взрослых животных. Введение гипертонических растворов соли не вызывает дефинитивной питьевой реакции

до 30-дневного возраста, а перевязка нижней полой вены — до 42-дневного (Friedman, Campbell, 1974). Вместе с тем показано, что осморецепторы в латеральной преоптической области созревают у крыс очень рано (Almli et al., 1976).

Перестройка регуляции пищевого поведения определяется также половым созреванием. Показано, что половые гормоны изменяют пищевую мотивацию (Bell, Zucker, 1971; Gentry, Wade, 1976; Nance et al., 1976; Wade, 1976; Blaustein, Wade, 1977; Fleming, 1977; Bray, 1978; Sieck et al., 1978; Wade, Gray, 1979; Kanarek, Beck, 1980).

Роль эмоций в формировании мотивационного поведения. В поведении трудно разделить мотивационный и эмоциональный компоненты. Тем не менее благодаря использованию метода внутримозгового самораздражения и принудительной стимуляции отдельных мозговых структур эту задачу удается разрешить.

Ранее предполагали, что система отрицательного подкрепления («зоны наказания») созревает в онтогенезе значительно раньше, чем положительного подкрепления («зона награды») (Макаренко, 1980). Однако удалось показать, что реакция самораздражения может быть выработана у щенков трехдневного возраста (Ватаева, Кассиль, 1976, 1977, 1979; Кассиль, Ватаева, 1981а, 1981б; Кассиль, 1983). Важно отметить, что инструментальные реакции и предшествующий им поиск при осуществлении внутримозгового самораздражения у новорожденных щенков основаны на двигательных паттернах, характерных для пищевого поведения животных раннего возраста. Перестройка мотивации (переключение с пищевой активности на самораздражение) определяется обучением, связанным с подкрепляющим воздействием на «зоны награды». Вместе с тем у щенков раннего возраста отсутствует активный выбор раздражителя: потребление пищи или самораздражение определяется первым контактом с кормушкой или педалью. Лишь постепенно формируется активный выбор раздражителя. При этом с возрастом повышается предпочтение самораздражения. Дефинитивные взаимоотношения между подкрепляющим эффектом потребления пищи и воздействием на «зоны награды» постепенно формируются в процессе онтогенеза (Ватаева, Кассиль, 1977; Кассиль, Ватаева, 1981а).

В более поздних исследованиях раннее созревание «зон награды» было обнаружено в опытах на крысятах (Velley, Cardo, 1978; Moran et al., 1981; Lithgow, Barr, 1984; Barr, Lithgow, 1986).

В регуляции пищевой мотивации и эмоционального состояния, связанного с внутримозговым самораздражением, участвуют гуморально-гормональные стимулы и нервная сигнализация. В частности, уровень голодного побуждения и интенсивность самораздражения изменяются под влиянием афферентации по блуждающим нервам, причем ее роль различна на разных этапах онтогенетического развития (Буткевич, Кассиль, 1982; Кассиль, Буткевич, 1982).

Сложные взаимодействия мотивационных и эмоциональных

реакций определяются многими факторами, среди которых важное значение имеет структурная и функциональная (по-видимому, медиаторная) зрелость мотивационных и эмоциогенных центров.

По мере созревания мозга, особенно ассоциативных отделов коры, мотивационные и эмоциональные реакции начинают во все большей степени зависеть от сигналов из внешней среды. Проявление различных мотиваций может существенным образом видоизменяться под влиянием изоляции, иерархических отношений в сообществе животных, фиксирования стереотипов, часто не отвечающих изменившимся потребностям организма. Изоляция может привести к резкому нарушению отношений организма и среды, в ряде случаев вызывающему гибель животных. Так, изоляция молодых обезьян приводит к развитию у них шизофреноподобного синдрома с полным отказом от пищи, в некоторых чертах напоминающего поведение животных с разрушенным латеральным гипоталамусом (Harlow, 1969). Роль внешней среды оказывается существенной даже в реализации реакций, полностью основанных на внутреннем состоянии. Так, у собак (Вавилова, Кассиль, 1981) и крыс (Кассиль, Макухина, 1984) длительность угашения условнорефлекторных вкусовых аверсий значительно больше в экспериментальной обстановке, чем в жилых клетках.

Эмоциональные факторы, сопровождающие все виды мотивационного поведения, могут оказывать на последние чрезвычайно большое влияние, усиливающееся по мере увеличения возраста.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование мотиваций в раннем онтогенезе проходит несколько этапов, зависящих от многих врожденных факторов и корригирующих условий внешней среды. У представителей разных видов животных в процессе эволюции выработались специфические формы мотивационного поведения, благодаря которым реализация потребностей организма оптимально соотносится с текущими событиями внешнего мира. По-видимому, переход от автоматизированных реакций к мотивационным происходит постепенно и в значительной степени определяется созреванием ЦНС. У зрелорождающихся животных целенаправленные поведенческие акты формируются раньше, чем у незрелорождающихся. Но и у последних можно наблюдать еще в антенатальном периоде типы реакций, которые можно рассматривать как мотивационные. Антиципаторный характер развития поведения отражается в готовности ряда систем организма к определенной деятельности еще до перехода к постнатальной жизни. В дальнейшем также наблюдается проявление поведения, получающего более полное выражение на последующих этапах онтогенеза. Не всегда эти проявления связаны с той функцией, для которой они предназначены. Это касается, в частности, полового поведения, отдельные элементы которого наблюдаются на ранних этапах онтогенеза и включены в игровую деятельность. В этом случае форми-

рование дефинитивной мотивации связано с эндокринными перестройками.

Такие важные мотивации, как пищевая и оборонительная, поэтапно включаются в регуляцию поведения. При этом структура этих мотиваций претерпевает определенные изменения. Так, пищевое поведение регулируется на ранних этапах жизни иначе, чем в более поздние периоды развития. Например, у собак и крыс в период новорожденности отсутствует корреляция между активностью сосания и поступлением в организм материнского молока. Кроме того, более высокий порог по отношению к сигналам сытости от рецепторов желудка делает эти сигналы менее значимыми, чем у животных старшего возраста. Отсутствует также «подсчет калорий» из-за незрелости «центра голода» в латеральном гипоталамусе. Еще позднее созревает «центр сытости» в вентромедиальных ядрах гипоталамуса. Различную роль на разных этапах онтогенеза играют структуры лимбической системы, особенно гиппокамп. На ранних этапах развития потребление пищи зависит преимущественно не от метаболических, а от сенсорных факторов. Поздно включаются в регуляцию пищевого поведения глюко- и липостатический механизмы. Можно предполагать, что позднее созревание «центра сытости» способствует оптимальному развитию наиболее приспособленных особей, что является одним из факторов естественного отбора в условиях большого помета и ограниченного количества материнского молока.

Позднее, чем пищевое, включается в регуляцию питьевое поведение, которое также претерпевает определенные этапы развития.

Дефинитивные черты приобретают пищевая и питьевая мотивации с формированием высших отделов головного мозга, особенно коры больших полушарий. При этом важное значение приобретает способность к условнорефлекторному обучению. Вместе с тем накапливается все больше фактов, свидетельствующих о возможности обучения в самом начале постнатальной жизни даже у незрелорождающихся животных. При этом следует подчеркнуть, что разные виды обучения формируются на разных этапах постнатального развития. Так, например, выработка вкусового и обонятельного отвергания (аверсии), возможная без участия высших отделов мозга, имеет место уже в первые дни жизни. Обучение целенаправленной пищедобывательной реакции на обонятельный стимул в первые дни жизни определяется особым видом обучения, близким к импринтингу (запечатлению). В раннем возрасте обучение связано также с суммационными рефлексами, натуральными условными рефлексами и другими предшественниками дефинитивной условнорефлекторной деятельности.

Большое значение для проявления мотивационных реакций и фиксирования навыков, связанных с особенностями изменений во внешней среде, играет долговременная память, механизмы которой постепенно формируются в процессе онтогенеза. Однако по отношению к разным типам обучения можно выявить различия

в фиксировании и извлечении памятных энграмм, что позволяет предполагать существование специфических для каждого типа систем памяти.

Мотивационное поведение тесно связано с эмоциональным. Возможность выработать инструментальную реакцию внутримозгового самораздражения у незрелорождающихся млекопитающих в первые дни жизни указывает не только на раннее формирование двигательных условных рефлексов, но прежде всего на зависимость обучения от интенсивности положительного подкрепления. Можно полагать, что на всем протяжении постнатального онтогенеза первостепенную роль в организации мотивационного поведения играют мозговые системы положительного и отрицательного подкрепления. Вместе с тем на каждом этапе развития их взаимоотношения с поведенческими реакциями видоизменяются.

При рассмотрении закономерностей индивидуального развития принято выделять критические периоды, связанные с оптимальным проявлением определенных реакций. Анализ мотивационных реакций позволяет предполагать, что попытка выделить общие для них критические периоды обречена на неудачу. По-видимому, каждая из этих реакций претерпевает специфический путь развития, связанный как с реализацией врожденной программы, так и с особенностями окружающей организм среды.

С увеличением возраста повышается роль внешних сигналов в регуляции мотивационных состояний. Эти сигналы вызывают перестройку взаимодействия различных мотиваций и в ряде случаев формируют паттерны поведения, проявляющиеся в соответствии со сложившимся стереотипом, а не с прямой реализацией мотивационного возбуждения. Это отсутствие параллелизма между удовлетворением потребности, мотивацией и поведением можно проиллюстрировать многочисленными примерами, особенно четко наблюдаемыми в условиях пребывания животного в сообществе.

ЛИТЕРАТУРА

Айвазашвили И. М., Джавришвили Т. Д. О памяти эмоциональной реакции страха у щенков. — ДАН СССР, 1974, т. 215, с. 1010—1012.

Анохин П. К. Рефлекс цели как объект физиологического анализа. — Журн. высш. нерв. деят., 1962, т. 12, с. 7—21.

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 547 с.

Аршавский И. А. Задачи физиологического обоснования гигиены и различные возрастные периоды в связи с этапностью онтогенеза. — В кн.: Тр. I науч. конф. по возрастной морфол. и физиол. М., 1954, с. 86—95.

Аршавский И. А. К проблеме инстинкта в связи с периодичностью онтогенеза. — В кн.: Эволюция функций нервной системы. Л., 1958, с. 190—200.

Аршавский И. А. Физиология кровообращения во внутриутробном периоде. М., 1960. 336 с.

Аршавский И. А. К сравнительному сопоставлению значения гемотрофной и амниотрофной форм питания в антенатальном развитии организма. — Бюл. эксперим. биол. и мед., 1965, т. 59, № 2, с. 29—32.

Аршавский И. А. Очерки по возрастной физиологии. М., 1967. 476 с.
Аршавский И. А. Основы возрастной периодизации. — В кн.: Возрастная физиология. Л., 1975, с. 5—67. (Руководство по физиологии).
Аршавский И. А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М., 1982. 270 с.
Асратян Э. А. Рефлекторные механизмы мотивационного поведения. — В кн.: Избранные труды. Рефлекторная теория высшей нервной деятельности. М., 1983, с. 282—307.
Барсова О. Н., Писарева Н. Л. Нейрофизиологический и поведенческий аспекты развития зрительной системы животных в условиях сенсорного ограничения. — В кн.: Развивающийся мозг и среда. М., 1980, с. 79—141.
Белова Т. И. Системное созревание структур мозга на ранних стадиях эмбрионального развития млекопитающих. — В кн.: Системогенез / Под ред. К. В. Судакова. М., 1980, с. 60—122.
Богданов О. В. Функциональный эмбриогенез мозга. Л., 1978. 183 с.
Богданов О. В., Геворгян Э. Г. Нейронная организация развивающегося мозга. Л., 1984. 150 с.
Бурсиан А. В. Ранний онтогенез моторного аппарата теплокровных. Л., 1983. 164 с.
Буткевич И. П., Кассиль В. Г. Интероцептивная сигнализация в регуляции мотивационно-эмоционального поведения собаки. — В кн.: Проблемы физиологии гипоталамуса. Киев, 1982, вып. 16, с. 107—113.
Быков К. М., Слоним А. Д. Исследования сложнорефлекторной деятельности животных и человека в естественных условиях. М.; Л., 1960. 203 с.
Вавилова Н. М. Эффекты раздражения гиппокампа и миндалевидного тела в онтогенезе у собаки. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1968, т. 4, с. 525—530.
Вавилова Н. М. О структурно-функциональном созревании гиппокампа в онтогенезе. — В кн.: Эволюция функций в онтогенезе. Л., 1972, с. 152—165.
Вавилова Н. М. Гиппокамп и регуляция поведения в постнатальном онтогенезе: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1979. 31 с.
Вавилова Н. М., Дмитриева Н. И. Структурно-функциональное развитие гиппокампа в онтогенезе у собаки. — В кн.: Физиология и биохимия онтогенеза. Л., 1977, с. 24—28.
Вавилова Н. М., Кассиль В. Г. Формирование и сохранение условнорефлекторной вкусовой аверсии у собак. — Журн. высш. нерв. деят., 1981, т. 31, с. 171—172.
Вавилова Н. М., Кассиль В. Г. Особенности формирования и сохранения условнорефлекторной вкусовой аверсии на разных этапах индивидуального развития собаки. — В кн.: Механизмы формирования основных биологических мотиваций. Воронеж, 1983, с. 161—167.
Вавилова Н. М., Кассиль В. Г. Условнорефлекторная вкусовая аверсия в онтогенезе собаки. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 34, с. 662—668.
Вавилова Н. М., Кассиль В. Г., Клявина М. П., Лозовская Р. Г. К вопросу о формировании высшей нервной деятельности в раннем постнатальном онтогенезе. — В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. Л., 1975, с. 71—86.
Василевский Н. Н. Экологическая физиология мозга. Л., 1979. 199 с.
Ватаева Л. А., Кассиль В. Г. Вегетативные и поведенческие реакции при самораздражении мозговых структур положительного подкрепления у собак раннего возраста. — В кн.: Матер. 4-й Всесоюз. конфер. по физиол. вегет. нерв. сист. Ереван, 1976, с. 61.
Ватаева Л. А., Кассиль В. Г. Формирование эмоционально-мотивационных реакций в раннем постнатальном онтогенезе у собак. — В кн.: Проблемы физиологии гипоталамуса. Киев, 1977, вып. 11, с. 109—116.
Ватаева Л. А., Кассиль В. Г. Формирование реакции самораздражения в раннем онтогенезе собаки. — ДАН СССР, 1979, т. 245, с. 746—749.
Войно-Ясенецкий А. В. Первичные ритмы возбуждения в онтогенезе. Л., 1974. 147 с.

Волохов А. А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности в свете эволюционного учения. М.; Л., 1951. 312 с.
Волохов А. А. Очерки по физиологии нервной системы в раннем онтогенезе. Л., 1968. 312 с.
Волохов А. А. Онтогенетическая эволюция условнорефлекторной деятельности животных. — В кн.: Физиология высшей нервной деятельности. Ч. I. Основные закономерности и механизмы условнорефлекторной деятельности. М., 1970, с. 507—539. (Руководство по физиологии).
Волохов А. А., Шимко И. А. Функциональное и структурное развитие мозга в условиях обогащенной внешней среды. — В кн.: Развивающийся мозг и среда. М., 1980, с. 9—78.
Голубева Е. Л. Формирование центральных механизмов регуляции дыхания в онтогенезе. М., 1971. 223 с.
Голубева Е. Л., Шулейкина К. В. Развитие двигательной активности плода человека. — В кн.: Очерки по физиологии плода и новорожденного / Под ред. В. И. Бодяжиной. М., 1966, с. 54—77.
Дмитриева Н. И., Кассиль В. Г. Влияние некоторых факторов среды на развивающийся мозг. — Арх. анат., 1982, т. 83, вып. 9, с. 84—90.
Дмитриева Н. И., Кассиль В. Г. Морфофункциональные характеристики созревания вентромедиальных ядер и латерального поля гипоталамуса у незрело- и зрелорождающихся животных. — В кн.: Проблемы физиологии гипоталамуса. Киев, 1983, вып. 17, с. 19—24.
Закс М. Г., Никитин В. Н. Онтогенез пищеварительной системы. — В кн.: Возрастная физиология. Л., 1975, с. 263—312 (Руководство по физиологии).
Зусман И. С. Различия в темпах развития органов пищеварения рептилий и птиц в связи с особенностями их функционирования в эмбриональном периоде. — В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М., 1968, с. 116—128.
Кассиль В. Г. Условнорефлекторные влияния с рецепторов желудка на солевой аппетит высших животных. — ДАН СССР, 1959, т. 129, с. 464—467.
Кассиль В. Г. Вкус. — В кн.: Физиология сенсорных систем. Ч. 2-я. Л., 1972, с. 562—606 (Руководство по физиологии).
Кассиль В. Г. Рецепция желудочно-кишечного тракта и пищевое поведение. — В кн.: Проблемы интероцепции, регуляции физиологических функций и поведения. Л., 1976, с. 91—112.
Кассиль В. Г. Формирование пищевого поведения в онтогенезе незрелорождающихся млекопитающих. — В кн.: Вопросы эволюционной физиологии. Восьмое совещ. по эволюц. физиол.: Тез. сообщ. Л., 1982, с. 140.
Кассиль В. Г. Вкусовая функция предпочтения—отвергания: зависимость от положительного и отрицательного подкрепления. — В кн.: Управление деятельностью висцеральных систем. Л., 1983, с. 34—48.
Кассиль В. Г., Буткевич И. П. Онтогенетические характеристики участия блуждающих нервов в регуляции эмоционального статуса собаки. — Физиол. журн. СССР, 1982, т. 68, с. 187—191.
Кассиль В. Г., Ватаева Л. А. Формирование интегративных форм мотивационного и эмоционального поведения у собак в разные возрастные периоды. — В кн.: Механизмы интегративной деятельности мозга. М., 1981а, с. 247—257.
(*Кассиль В. Г., Ватаева Л. А.*) *Kassil V. G., Vataeva L. A.* Relationship between emotional reactions and feeding behaviour in dogs of different age ranges. — In: Ontogenesis of the brain. Vol. 3. (Proc. 3d Symp.neuroontogeneticum). Prague, 1981б, p. 183—186.
Кассиль В. Г., Ватаева Л. А. Роль системы положительного подкрепления в формировании у щенков антигравитационных реакций и локомоторных актов. — В кн.: Развивающийся мозг: Тез. Всесоюз. симпоз. Тбилиси, 1984, с. 97—98.
Кассиль В. Г., Комарова Т. Ф. Возрастные особенности адаптации к условиям питания у крыс. — В кн.: Стресс и адаптация: Тез. Всесоюз. симпоз. Кишинев, 1978, с. 322.

Кассиль В. Г., Комарова Т. Ф., Ватаева Л. А. Формирование пищевого поведения у собак раннего возраста. — В кн.: XXV совещ. по пробл. высш. нерв. деят., посвящ. памяти И. П. Павлова: Тез. сообщ. Л., 1977а, вып. 2, с. 67—68.
Кассиль В. Г., Комарова Т. Ф., Ватаева Л. А. Пищевая депривация и введение инсулина в связи с формированием состояний голода и сытости у щенков первого месяца жизни. — В кн.: Проблемы физиологии гипоталамуса. Киев, 1979, вып. 13, с. 30—37.
Кассиль В. Г., Лозовская Р. Г. Возрастные особенности выработки условнорефлекторного переключения у собак. — Журн. высш. нервн. деят., 1981, т. 31, с. 925—932.
Кассиль В. Г., Макухина Г. В. Вкус и поведение. — В кн.: Сенсорные системы. Вкус и обоняние. Л., 1980, с. 134—147.
Кассиль В. Г., Макухина Г. В. Экспериментальный анализ формирования вкусового предпочтения—отвергания на разных этапах онтогенетического развития. — В кн.: Механизмы формирования основных биологических мотиваций. Воронеж, 1983, с. 76—88.
Кассиль В. Г., Макухина Г. В. Влияние обстановки эксперимента на выработку и сохранение условнорефлекторной вкусовой аверсии у белых крыс. — ДАН СССР, 1984, т. 277, с. 746—748.
Кассиль В. Г., Макухина Г. В., Богданова А. Е. Возрастные особенности формирования вкусовых аверсивных реакций у белых крыс. — В кн.: Физиология и патология адаптаций к природным факторам среды. V Всесоюз. конф. по экол. физиол., биохим. и морфол.: Тез. докл. Фрунзе, 1977б, с. 48—50.
Кассиль В. Г., Уголев А. М., Черниговский В. Н. Регуляция выбора и потребления пищи и обмен веществ. — Усп. физиол. наук, 1970, т. 1, № 4, с. 64—97.
Кобакова Е. М. Нервная регуляция двигательной функции тонкого кишечника в онтогенезе. Л., 1968. 131 с.
Кравицкая П. С. Физиологические механизмы периодической деятельности пищевого центра в периоде грудного вскармливания. — Физиол. журн. СССР, 1951, т. 37, с. 47—51.
Кулагин Д. А. Физиолого-генетическое изучение эмоциональности у крыс: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1982. 26 с.
Куликова Н. А., Кассиль В. Г. Функция коры надпочечников при выработке условного рефлекса пассивного избегания у неполовозрелых крыс, адаптированных к условиям эксперимента. — Бюл. эксперим. биол. и мед., 1984, т. 97, с. 645—647.
Лозовская Р. Г., Кассиль В. Г. Образование пищедобывательного условного рефлекса у собак с пассивно-оборонительным поведением. — Журн. высш. нервн. деят., 1977, т. 27, с. 635—637.
Макаренко Ю. А. Системная организация эмоционального поведения. М., 1980. 207 с.
Надирашвили С. А. Механизмы формирования поведенческой активности плода в пренатальных условиях. — В кн.: Системогенез / Под ред. К. В. Судакова. М., 1980, с. 140—171.
Никитина Г. М. Формирование целостной деятельности организма в онтогенезе. М., 1971. 167 с.
Образцова Г. А. Вопросы онтогенеза высшей нервной деятельности. М.; Л., 1964. 202 с.
Образцова Г. А. О периоде экзальтации в развитии поведения в онтогенезе. — Журн. высш. нерв. деят., 1972, т. 22, с. 211—219.
Образцова Г. А., Лозовская Р. Г., Нудман С. И. Онтогенез памяти у животных. — Усп. совр. биол., 1973, т. 75, с. 248—264.
Образцова Г. А., Проданчук А. М. Развитие поведения в раннем постнатальном онтогенезе у собаки. — В кн.: Развитие головного мозга животных. Л., 1969, с. 90—104.
Павлов И. П. (1911). О пищевом центре. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951, т. 3, кн. 1, с. 147—158.
Пигарева З. Д., Буснюк М. М., Герштейн Л. М., Доведова Е. Л., Узбе-

ков М. Г. Биохимические аспекты развития зрительной системы мозга животных в условиях сенсорного ограничения. — В кн.: Развивающийся мозг и среда. М., 1980, с. 142—192.

Поликанина Р. И. Развитие высшей нервной деятельности у недоношенных детей в раннем периоде жизни. Л., 1966. 246 с.

Поликанина Р. И. Развитие реакций зрительной системы новорожденного ребенка в условиях взаимодействия организма с окружающей средой. — В кн.: Развивающийся мозг и среда. М., 1980, с. 193—236.

Понугаева А. Г. Импринтинг (запечатлевание). Л., 1973. 102 с.

Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л., 1956. 311 с.

Рагозина М. Н. Усвоение цыпленком белковой оболочки яйца в процессе инкубации. — ДАН СССР, 1953, т. 88, с. 941—944.

Сеченов И. М. (1866). Рефлексы головного мозга. — Избр. произв., т. 1-й, Физиология и психология / Под ред. Х. С. Коштоянца. М., 1952, с. 7—127.

Сеченов И. М. (1900). Участие нервной системы в рабочих движениях человека. — Избр. произв. Т. 1-й. Физиология и психология / Под ред. Х. С. Коштоянца. М., 1952, с. 510—517.

Симкин Г. Н. Запечатление и модификационные формы поведения животных. — Зоол. журн., 1973, т. 52, с. 1437—1450.

Симонов П. В. Высшая нервная деятельность человека. Мотивационно-эмоциональные аспекты. М., 1975. 175 с.

Слоним А. Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л., 1976. 211 с.

Судаков К. В. Биологическая мотивация. М., 1971. 304 с.

Трошихин В. А., Козлова Л. Н. Становление и развитие безусловных и условных рефлексов в раннем онтогенезе. Киев, 1968. 268 с.

Уголев А. М., Кассиль В. Г. Физиология аппетита. — Усп. совр. биол., 1961, т. 51, с. 352—358.

Уголев А. М., Кассиль В. Г. Пищевое поведение и регуляция гомеостаза. — В кн.: Сложные формы поведения. М.; Л., 1965а, с. 41—57.

Уголев А. М., Кассиль В. Г. Физиология аппетита. — В кн.: Питание здорового и больного ребенка. М., 1965б, с. 45—59.

Уждавини Э. Р., Шепелева В. К. Очерки развития врожденного поведения. М.; Л., 1966. 119 с.

Ухтомский А. А. Доминанта как рабочий принцип нервных центров. — Собр. соч. Л., 1950, т. 1, с. 163—172.

Хананашвили М. М. Механизмы нормальной и патологической условнорефлекторной деятельности. Л., 1972. 223 с.

Черниговский В. Н. Значение интероцептивной сигнализации в пищевом поведении животных. М.; Л., 1962. 54 с.

Шулейкина К. В. Системная организация пищевого поведения. М., 1971. 280 с.

Adler N. T., Allen T. O. The origin of sexual behavior. A functional analysis. — In: Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 6. Motivation / Ed. E. Satinoff, P. Teitelbaum. New York; London, 1983, p. 475—509.

Adolph E. F. Urges to eat and drink in rats. — Amer. J. Physiol., 1947, vol. 151, p. 110—125.

Almli C. R. The ontogeny of feeding and drinking: effects of early brain damage. — Neurosci. and Biobehav. Rev., 1978, vol. 2, p. 281—300.

Almli C. R., Fisher R. S. Infant rats: sensorimotor ontogeny and effects of substantia nigra destruction. — Brein Res. Bull., 1977, vol. 2, p. 425—459.

Almli C. R., Golden G. T. Infant rats: effects of lateral hypothalamic destruction. — Physiol., Behav., 1974, vol. 13, p. 81—90.

Almli C. R., Golden G. T. Preweanling rats: recovery from lateral hypothalamic damage. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1976a, vol. 90, p. 1063—1074.

Almli C. R., Golden G. T. Serial lateral hypothalamic destruction: infancy and adulthood. — Exp. Neurol., 1976b, vol. 53, p. 646—662.

Almli C. R., Golden G. T., McMullen N. T. Ontogeny of drinking behavior of preveanling rats with lateral preoptic damage. — Brain Res. Bull., 1976, vol. 1, p. 427—442.
Almli C. R., Hill D. L., McMullen N. T., Fischer R. S. Newborn rats: lateral hypothalamic damage and consummatory-sensorimotor ontogeny. — Physiol. and Behav., 1979, voi. 22, p. 767—773.
Almli C. R., Weiss C. S. Drinking behaviors: effects of lateral preoptic and lateral hypothalamic destruction. — Physiol. and Behav., 1974, vol. 13, p. 527—538.
Altman J., Brunner R. L., Bayer S. A. The hippocampus and behavioral maturation. — Behav. Biol., 1973, vol. 8, p. 557—596.
Amsel A., Burdette D. R., Letz R. Appetitive learning, patterned alternation and extinction in 10-d-old rats with non-lactating suckling as reward. — Nature, 1976, vol. 262, p. 816—818.
Anand B. K., Brobeck J. R. Hypothalamic control of food intake in rats and cats. — Yale J. Biol., Med., 1951, voi. 24, p. 123—140.
Angulo y Gonzalez A. W. A comparison of the growth and differentiation of the trigeminal ganglia with the cervical spinal ganglia in albino rats embryos. — J. Comp. Neurol., 1951, vol. 95, p. 53—71.
Bacon W. E., Stanley W. C. Reversal learning in neonatal dogs. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1970, vol. 70, p. 344—350.
Barchroft J., Barron D. H. Movements in midfoetal life in the sheep embryo. — J. Physiol., 1937, vol. 91, p. 329—351.
Barcroft J., Barron D. H. The development of behavior in foetal sheep. — J. Comp. Neurol., 1939, vol. 70, p. 477—502.
Barr G. A., Lithgow T. Pharmaco-ontogeny of reward: enhancement of self-stimulation by D-amphetamine and cocaine in 3- and 10-day-old rats. — Dev. Brain Res., 1986, vol. 24, p. 192—202.
Beach F. A. A review of physiological and psychological studies of sexual behavior in mammals. — Physiol. Rev., 1947, vol. 27, N 2, p. 240—307.
Beach F. A. Coital behavior in dogs. III. Effects of early isolation on mating in males. — Behaviour, 1968, vol. 30, part 2—3, p. 218—238.
Beach F. A., Jaynes J. Studies of maternal retrieving in rats. III. Sensory cues involved in the lactating female's response to her young. — Behaviour, 1956, vol. 10, part 1—2, p. 104—125.
Bell D. D., Zucker I. Sex differences in body weight and eating: organization and activation by gonadal hormones in the rat. — Physiol. and Behav., 1971, vol. 6, p. 27—34.
Bellinger L. L., Bernardis L. L. Water regulation in weanling hypodipsic dorsomedial hypothalamic-lesioned rats. — Amer. J. Physiol., 1982, vol. 242, p. R285—R295.
Bernardis L. L., Goldman J. K. Origin of endocrine-metabolic changes in the weanling rat ventromedial syndrome. — J. Neurosci. Res., 1976, vol. 2, p. 91—116.
Bernardis L. L., Skelton F. R. Growth and obesity following ventromedial lesions placed in female rats at four different ages. — Neuroendocrinology, 1965, vol. 1, p. 265—275.
Bernardis L. L., Skeleton F. R. Growth and obesity in male rats after placement of ventromedial hypothalamic lesions at four different ages. — J. Endocrinol., 1967, vol. 38, p. 351—352.
Bernstein I. L., Lotter E. C., Zimmerman J. C. Cholecystokinin-induced satiety in weanling rats. — Physiol. and Behav., 1976, vol. 17, p. 541—543.
Blass E. M., Teicher M. H., Cramer C. P., Bruno J. P., Hall W. G. Olfactory, thermal and tactile controls of suckling in preauditory and previsual rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1977, vol. 91, p. 1248—1260.
Blaustein J. D., Wade G. N. Ovarian hormones and meal patterns in rats: effects of progesterone and role of gastrointestinal transit. — Physiol. and Behav., 1977, vol. 19, p. 23—27.
Bolles R. C., Woods P. J. The ontogeny of behaviour in the albino rat. — Anim. Behav., 1964, vol. 12, p. 427—441.
Bradley R. M., Mistretta C. M. Investigations of taste function and swallowing

in fetal sheep. — In: 4th symp. on oral sensation and perception: development in the fetus and infant / Ed. J. F. Bosma. Bethesda, 1973, p. 73—546.

Bray G. A. Endocrine factors in the modulation of food intake. — Proc. Nutr. Soc., 1978, vol. 37, p. 301—309.

Bray G. A., York D. A. Hypothalamic and genetic obesity in experimental animals: an autonomic and endocrine hypothesis. — Physiol. Rev., 1979, vol. 59, p. 719—809.

Breese G. R., Traylor T. D. Developmental characteristics of brain catecholamines and tyrosine hydroxylase in the rat: effects of 6-hydroxydopamine. — Brit. J. Pharmacol., 1972, vol. 44, p. 210—222.

Bronstein P. M., Crockett D. P. Exposure to the odor of food determines the eating preferences of rat pups. — Behav. Biol., 1976a, vol. 18, p. 387—392.

Bronstein P. M., Crockett D. P. Maternal rations affect the food preferences of weanling rats. II. — Bull. Psychon. Soc., 1976b, vol. 8, p. 227—229.

Bruce H. M., Kennedy G. C. The central nervous system control of food and water intake. — Proc. Roy. Soc., ser. B, 1951, vol. 138, p. 529—543.

Burghardt G. M., Hess E. H. Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. — Science, 1966, vol. 151, p. 108—109.

Campbell B. A., Lytle L. D., Fibiger H. C. Ontogeny of adrenergic arousal and cholinergic inhibitory mechanisms in the rat. — Science, 1969, vol. 166, p. 637—638.

Campbell B. A., Spear N. E. Ontogeny of memory. — Psychol. Rev., 1972, vol. 79, p. 215—237.

Candland D. K., Campbell B. A. Development of fear in the rat as measured by behavior in the open field. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1962, vol. 55, p. 593—596.

Capretta P. J. The establishment of food preferences in chicks *Gallus gallus*. — Anim. Behav., 1969, vol. 17, part 2, p. 229—231.

Carr W. J. Pheromonal sex attractants in the Norway rat. — In: Advances in the study of communication and affect / Ed. L. Krames, P. Pliner, T. Alloway. New York, 1974, vol. 1, p. 113—131.

Carr W. J., Loeb L. S., Dissinger M. L. Responses of rats to sex odors. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1965, vol. 59, p. 370—377.

Cheal M. Social olfaction: a review of the ontogeny of olfactory influences on vertebrate behavior. — Behav. Biol., 1975, vol. 15, p. 1—25.

Cheng M. F., Rozin P., Teitelbaum P. Starvation retards development of food and water regulations. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1971, vol. 76, p. 206—218.

(*Coghill G. E.*) *Когхилл Дж. Э.* Анатомия и проблема поведения. М.; Л., 1934. 87 с.

Coulter X. The detreminants of infantile amnesia. — In: Ontogeny of learning and memory / Ed. N. E. Spear, B. A. Campbell. New York etc., 1979, p. 245—270.

Coyle J. T. Development of the central catecholaminergic neurons. — In: The neurosciences: 3d study program / Ed. F. O. Schmitt, F. G. Worden. Cambridge, 1974, p. 877—884.

Denenberg V. H., Hudgens G. A., Zarrow M. X. Mice reared with rats: effects of mother on adult behavior patterns. — Psychol. Rep., 1966, vol. 18, p. 451—456.

Diamond M. C., Rosenzweig M. R., Bennett E. L., Lindner B., Lyon L. Effects of environmental enrichment and impoverishment on rat cerebral cortex. — J. Neurobiol., 1972, vol. 3, p. 47—64.

(*Donovan B. T., Werff ten Bosch J. J. van der*) *Донован Б. Т., Верф Тен Бош Дж. Дж. ван дер.* Физиология полового развития. М., 1974. 189 с.

Drewett R. F. Gastric and plasma volume in the control of milk intake in suckling rats. — Quart. J. Exp. Psychol., 1978, vol. 30, p. 755—764.

Drewett R. F., Cordall K. M. Control of feeding in suckling rats: effect of glucose and osmotic stimuli. — Physiol. and Behav., 1976, vol. 16, p. 711—717.

Eclancher F., Schmitt P., Karli P. Effets de lésions précoces de l'amygdale sur le développement de l'aggressivité interspécifique du rat. — Physiol. and Behav., 1975, vol. 14, p. 277—283.
Epstein A. N. The neurospychology of drinking behavior. — In: Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 6. Motivation / Ed. E. Satinoff, P. Teitelbaum. New York; London, 1983, p. 367—423.
Erinoff L., Heller A. Functional ontogey of nigrostriata neurons. — Brain Res., 1978, vol. 142, p. 566—569.
Evans R. M. Early aggressive responses in dometic chicks. — Anim. Behav., 1968, vol. 16, part 1, p. 24—28.
Ewer R. F. Suckling behaviour in kittens. — Behaviour, 1959, vol. 15, part 1—2, p. 146—162.
Fabricius E. Some experiments on imprinting phenomena in ducks. — In: Proc. 10th Intern. ornithol. congr. Uppsala, 1951, p. 375—379.
Fentress J. C. Ethological models of hierarchy and patterining of species-specific behavior. — In: Handbook of bahavioral neurobiology. Vol. 6. Motivation / Ed. E. Satinoff, P. Teitelbaum. New York; London, 1983, p. 185—234.
Ferrell F. Effects of restricted dietary flavor experience before weaning on postweaning food preference in puppies. — Neurosci. and Biobehav. Rev., 1984, vol. 8, p. 191—198.
Fibiger H. C., Lytle L. D., Campbell B. A. Cholinergic modulation of adrenergic arousal in the developing rat. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1970, vol. 72, p. 384—389.
Fleming A. Effects of estrogen and prolactin on ovariectomy-induced hyperphagia and weight gain in female rats. — Behav. Biol., 1977, vol. 19, p. 417—423.
Folman Y., Drori D. Normal and aberrant copulatory behaviour in male rats (*R. norvegicus*) reared in isolation. — Anim. Behav., 1965, vol. 13, p. 427—429.
Fox M. W. Integrative development of brain and behavior in the dog. Chicago; London, 1971. 348 p.
Fox M. W., Stelzner D. Behavioural effects of early experience in the dog. — Anim. Behav., 1966, vol. 14, p. 273—281.
Freedman D. G., King J. A., Elliot O. Critical period in the social development of dogs. — Science, 1961, vol. 133, p. 1016—1017.
Friedman M. I. Some determinants of milk ingestion in suckling rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1975, vol. 89, p. 636—647.
Friedman M. I., Campbell B. A. Ontogeny of thirst in the rat: effects of hypertonic saline, polyethylene glycol and vena cava ligation. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1974, vol. 87, p. 37—46.
Fuller J. L., Clark L. D. Genetic and treatment factors modifying the postisolation syndrome in dogs. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1966a, vol. 61, p. 251—257.
Fuller J. L., Clark L. D. Effects of rearing with specific stimuli upon postisolation behavior in dogs. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1966b, vol. 61, p. 258—263.
Galef B. G. Social effects in the weaning of domestic rat pups. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1971, vol. 75, p. 358—362.
Galef B. G., Clark M. M. Mother's milk and adult presence: two factors determining initial dietary selection by weaning rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1972, vol. 78, p. 220—225.
Galef B. G., Henderson P. W. Mother's milk: a determinant of the feeding preferences of weaning rat pups. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1972, vol. 78, p. 213—219.
Galef B. G., Muskus P. A. Olfactory mediation of mother-young contact in Long-Evans rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1979, vol. 93, p. 708—710.
Gentry R. T., Wade G. N. Androgenic control of food intake and body weight in male rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1976, vol. 90, p. 18—25.
Gerall A. A. An exploratory study of the effect of social isolation variables

in the sexual behaviour of male guinea pigs. — Anim. Behav., 1963, vol. 11, p. 274—282.
Gerall H. D., Ward I. L., Gerall A. A. Disruption of the male rat's sexual behaviour induced by social isolation. — Anim Behav., 1967, vol. 15, part 1, p. 54—58.
Gottlieb G. Conceptions of prenatal development: behavioral embryology. — Psychol. Rev., 1976, vol. 83, p. 215—234.
Grastyán E. Motivation and reinforcement. — Acta physiol. Acad. sci. hung., 1976, t. 48, fasc. 4, p. 299—322.
Gruendel A. D., Arnold W. J. Effects of early social deprivation on reproductive behavior of male rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1969, vol. 67, p. 123—128.
Hall W. G. Feeding and behavioral activation in infant rats. — Science, 1979, vol. 205, p. 206—209.
Hall W. G., Cramer C. P., Blass E. M. Ontogeny of suckling in rats: transitions toward adult ingestion. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1977, vol. 91, p. 1141—1155.
Han P. W., Lin C.-H., Chu K.-C., Mu J.-Y., Liu A.-C. Hypothalamic obesity in weanling rats. — Amer. J. Physiol., 1965, vol. 209, p. 627—631.
Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 6 Motivation / Ed. E. Satinoff, P. Teitelbaum. New York; London, 1983. 592 p.
Harlow H. F. Age-mate or peer affectional system. — In: Advances in the study of behavior, vol. 2 / Ed. D. S. Lehrman, R. A. Hinde, E. Shaw. New York, 1969, p. 333—383.
Harlow H. F., Harlow M. K. Effets de la privation précoce de contacts sociaux chez les primates. — Revue de médicine psychosomatique, 1966, t. 8, p. 11—24.
Harlow H. F., Harlow M. K., Suomi S. J. From thought to therapy: lessons from a primate laboratory. — Amer. Sci., 1971, vol. 59, p. 538—549.
Harlow H. F., Zimmermann R. R. Affectional responses in the infant monkey. — Science, 1959, vol. 130, p. 421—432.
Herrenkohl L. R., Lisk R. D. The effects of sensitization and social isolation on maternal behavior in the virgin rat. — Physiol. and Behav., 1973, vol. 11, p. 619—624.
Hese H. E. Two conditions limiting critical age for imprinting. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1959, vol. 52, p. 515—518.
Hess E. H. Imprinting in birds. — Science, 1964, vol. 146, p. 1128—1139.
(*Hinde R. A.*) *Хайнд Р.* Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975. 855 с.
Hofer M. A., Shair H., Singh P. Evidence that maternal ventral skin substances promote suckling in infant rats. — Physiol. and Behav., 1976, vol. 17, p. 131—136.
Holinka C. F., Carlson C. D. Pup attraction to lactating Sprague—Dawley rats. — Behav. Biol., 1976, vol. 16, p. 489—505.
Hooker D. The prenatal origin of behavior. Lawrence, 1952. 143 p.
Houpt K. A., Epstein A. N. Ontogeny of controls of food intake in the rat: GI fill and glucoprivation. — Amer. J. Physiol., 1973, vol. 225, p. 58—66.
Houpt K. A., Houpt T. R. Effects of gastric loads and food deprivation on subsequent food intake in suckling rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1975, vol. 88, p. 764—772.
Hudgens G. A., Denenberg V. H., Zarrow M. X. Mice reared with rats: relations between mother's activity level and offspring's behavior. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1967, vol. 63, p. 304—308.
Hudgens G. A., Denenberg V. H., Zarrow M. X. Mice reared with rats: effects of preweaning and postweaning social interactions upon adult behaviour. — Behaviour, 1968, vol. 30, part 4, p. 259—274.
Humphrey T. Some correlations between the appearance of human fetal reflexes and the development of the nervous system. — In: Progress in brain research. Vol. 4. Growth and maturation of the brain / Ed. D. P. Purpura, J. P. Schadé. Amsterdam, 1964, p. 93—135.

Hunger models. Computable theory of feeding control / Ed. D. A. Booth. London etc., 1978. 478 p.
James W. T. The effect of satiation on the suckling response in puppies. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1957, vol. 50, p. 375—378.
Johanson I. B., Hall W. G. Appetitive learning in 1-day-old rat pups. — Science, 1979, vol. 205, p. 419—421.
Johanson I. B., Teicher M. H. Classical conditioning of an odor preference in 3-day-old rats. — Behav. and Neural Biol., 1980, vol. 29, p. 132—136.
Johnston R. E. Sexual attraction function of golden hamster varginal secretion. — Behav. Biol., 1974, vol. 12, p. 111—117.
*Johnston R. E., Coplin B.*Development of responses to vaginal secretion and other substances in golden hamsters. — Behav. and Neural Biol., 1979, vol. 25, p. 473—489.
Kahn M. W. The effect of severe defeat at various age levels on the aggressive behavior of mice. — J. Genet. Psychol., 1951, vol. 79, p. 117—130.
Kanarek R. B., Beck J. M. Role of gonadal hormones in diet selection and food utilization in female rats. — Physiol. and Behav., 1980, vol. 24, p. 381—386.
Kennedy G. C. Ontogeny of mechanisms controlling food and water intake. — In: Handbook of physiology. Sect. 6. Alimentary canal. Vol. I, Control of food and water intake. Washington, 1967, p. 337—351.
Kennedy G. C. Interactions between feeding behavior and hormones during growth. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1969, vol. 157, part. 2, p. 1049—1061.
Kennedy G. C. Some aspects of the relation between appetite and endocrine development in the growing animal. — In: Neural integration of physiological mechanisms and behaviour / Ed. G. J. Mogenson, F. R. Calaresu. Toronto; Buffalo, 1975, p. 326—338.
Koepke J. E., Pribram K. H. Effect of milk on the maintenance of sucking behavior in kittens from birth to six months. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1971, vol. 75, p. 363—377.
Křeček J. The weaning period as a critical period of development. — In: The post-natal development of phenotype (Proc. Symp. held in Liblice, 1967). Prague, 1970, p. 33—44.
Křeček J., Křečková J. The development of regulation of water metabolism. III. The relation between water and milk intake in infant rats. — Physiol. bohemosloven., 1957, vol. 6, fasc. 1, p. 26—34.
Leon M. Dietary control of maternal pheromone in the lactating rat. — Physiol. and behav., 1975, vol. 14, p. 311—319.
Leon M. Filial responsiveness to olfactory cues in the laboratory rat. — In: Advances in the study of behavior. Vol. 8 / Ed. J. S. Rosenblatt et al. New York, 1978, p. 117—153.
Leon M., Croskerry P. G., Smith G. K. Thermal control of motheryoung contact in rats. — Physiol. and Behav., 1978, vol. 21, p. 793—811.
Levine L., Diakow C. A., Barsel G. E. Interstrain fighting in male mice. — Anim. Behav., 1965, vol. 13, p. 52—58.
Lipsitt L. P., Kaye H. Conditioned suckling in the human newborn. — Psychon. Sci., 1964, vol. 1, p. 29—30.
Lithgow T., Barr G. A. Self-stimulation in 7-and 10-day-old rats. — Behav. Neurosci., 1984, vol. 98, p. 479—486.
Lydell D., Doty R. L. Male rat odor preferences for female urine as a function of sexual experience, urine age and urine source. — Horm. and Behav., 1972, vol. 3, p. 205—212.
Lytle L. D., Campbell B. A. Effects of lateral hypothalamic lesions on consummatory behavior in developing rats. — Physiol. and Behav., 1975, vol. 15, p. 323—331.
Lytle L. D., Moorcroft W. H., Campbell B. A. Ontogeny of amphetamine anorexia and insulin hyperphagia in the rat. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1971, vol. 77, p. 388—393.
(*Manning A.*) *Меннинг О.* Поведение животных. М., 1982. 360 с.
Marshall J. F. Regulation of food intake. — In: Adrenergic activation and inhibition. Part I. Berlin, 1980, p. 569—578.

Marshall J. F., Teitelbaum P. New considerations in the neuropsychology of motivated behaviors. — In: Handbook of psychopharmacology. Vol. 7. Principles of behavioral pharmacology / Ed. L. L. Iversen, S. D. Iversen, S. H. Snyder. New York; London, 1977, p. 201—229.
Mason W. A., Harlow H. F. Formation of conditioned responses in infant monkeys. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1958, vol. 51, p. 68—70.
(*Mayr E.*) *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
McGill T. E. Reduction in «head-mounts» in the sexual behavior of the mouse as a function of experience. — Psychol. Rep., 1962, vol. 10, p. 284—297.
McMullen N. T., Almli C. R. Golgi observations on medial forebrain bundle (MFB) neurons in newborn rats. — Neurosci. Abstr., 1978, vol. 4, p. 120—124.
Melzack R. Influence of early experience on the cue-arousal effects of stimulation. — In: The university of Cansas symposium. Kansas, 1964, vol. 12, N 3, p. 79—103.
Melzack R., Scott T. H. The effects of early experisence on the response to pain. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1957, vol. 50, p. 155—161.
Millhouse O. E. A Golgi study of the descending medial forebrain hundle. — Brain Res., 1969, vol. 15, p. 341—363.
Mitchell G. D., Raymond E. J., Ruppenthal G. C., Harlow H. F. Long-term effects of total social isolation upon behavior of rhesus monkeys. — Psychol. Rep., 1966, vol. 18, p. 567—580.
Moltz H. Imprinting: empirical basis and theoretical significance. — Psychol. Bull., 1960, vol. 57, p. 291—314.
Moltz H., Lee T. M. The maternal pheromone of the rat: identity and functional significance. — Physiol. and Behav., 1981, vol. 26, p. 301—306.
Moran T. H., Lew M. F., Blass E. M. Intracranial self-stimulation in 3-day-old rar pups. — Science, 1981, vol. 214, p. 1366—1368.
Myslivečeк J., Hassmanová J. Ontogeny of active avoidance in the rat: learning and memory. — Dev. Psychobiol., 1979, vol. 12, p. 169—186.
Nagy Z. M., Misanin J. R. Streight-alley escape behavior in infant mice: effect of shock intensity. — Dev. Psychobiol., 1973, vol. 6, p. 399—409.
Nagy Z. M., Misanin J. R., Olsen P. L. Development of 24 hour retention of escape learning in neonatal C3H mice. — Dev. Psychobiol., 1972, vol. 5, p. 259—268.
Nagy Z. M., Murphy J. M. Learning and retention of a discriminated escape response in infant mice. — Dev. Psychobiol., 1974, vol. 7, p. 185—192.
Nagy Z. M., Sandmann M. Development of learning and memory of T-maze training in neonatal mice. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1973, vol. 83, p. 19—26.
Nance D. M., Gorski R. A., Panksepp J. Neural and hormonal determinants of sex differences in food intake and body weight. — In: Hunger: Basic mechanisms and clinical implications / Ed. D. Novin, W. Wyrwicka, G. Bray. New York, 1976, p. 257—271.
Nock B., Williams C. L., Hall W. G. Suckling behavior of the infant rat: modulation by a developing neurotransmitter system. — Pharm., Biochem. and Behav., 1978, vol. 8, p. 277—280.
Pederson P. E., Williams C. L., Blass E. M. Classical conditioning of suckling behavior in three day old albino rats. — J. Ex. Psychol.: Animal Behav. Proc., 1982, vol. 8, p. 329—341.
(*Peiper A.*) *Пейпер А.* Особенности деятельности мозга ребенка. Л., 1962. 519 с.
Porter R. H. Communication in rodents : adults to infants. — In: Parental behavior of rodents / Ed. R. W. Elwood. New York, 1983, p. 95—125.
Raskin L. A., Campbell B. A. Ontogeny of amphetamine anorexia in rats: a behavioral analysis. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1981, vol. 95, p. 425—435.
Rogel M. J. A critical evaluation of the possibility of higher primate reproductive and sexual pheromones. — Psychol. Bull., 1978, vol. 85, p. 810—830.
Romanoff A. I. Membrane growth and function. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1952, vol. 55, part 2, p. 288—301.

Rosenblatt J. S. The sensorimotor and motivational bases of early behavioral development of selected altricial mammals. — In: Ontogeny of learning and memory / Ed. N. E. Spear, B. A. Campbell. Hillsdale, 1979, p. 1—38.
Rosenblatt J. S., Aronson L. R. The decline of sexual behavior in male cats after castration with special reference to the role of prior sexual experience. — Behaviour, 1958, vol. 12, part 4, p. 285—338.
Satinoff E., Stanley W. C. Effect of stomach loading on suckling behavior in neonatal puppies. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1963, vol. 56, p. 66—68.
Scott J. P. Critical periods in behavioral development. — Science, 1962, ol. 138, p. 949—958.
Sedláček J. The development of supraspinal control of spontaneous motility in chick embryos. — Progress in brain research. Vol. 48. Maturation of the nervous system / Ed. M. Corner et al. Amsterdam, 1978, p. 367—384.
Sieck G. C., Nance D. M., Gorski R. A. Regulation of feeding behavior in the prepubertal female rat. — Physiol. and Behav., 1978, vol. 21, p. 727—733.
Stanley W. C. Feeding behavior and learning in neonatal dogs. — In: 2d Symp. on oral sensation and perception / Ed. J. F. Bosma. Springfield, 1970, p. 242—290.
Stanley W. C. Perspectives in behavior organization and development resulting from studies of feeding behavior in infant dogs. — In: 3d Symp. on oral sensation and perception: the mouth of the infant. Springfield, 1972, p. 188—257.
Stanley W. C., Bacon W. E. Suppression of sucking behavior in non-dep — rived puppies. — Psychol. Rep., 1963, vol. 13, p. 175—178.
Stanley W. C., Cornwell A. C., Poggiani C., Trattner A. Conditioning in the neonatal puppy. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1963, vol. 56, p. 211—214.
Stellar E. The physiology of motivation. — Psychol. Rev., 1954, vol. 61, p. 5—22.
Stellar E. Drive and motivation. — In: Handbook of physiology. Sect. 1. Neurophysiology. Vol. 3 / Ed. J. Field, H. W. Magoun, V. E. Hall. Washington, 1960, p. 1501—1527.
Stricker E. M., Zigmond M. J. Recovery of function after damage to central catecholamine-containing neurons: a neurochemical madel for the lateral hypothalamic syndrome. — In: Progress in psychobiology and physiological psychology / Ed. J. M. Sprague, A. N. Epstein. New York, 1976, vol. 6, p. 121—188.
Teicher M. H., Blass E. M. Suckling in newborn rats: eliminated by nipple lavage reinstated by pup saliva. — Science, 1976, vol. 193, p. 422—425.
Teicher M. H., Blass E. M. First suckling response of the newborn albino rat: the roles of olfaction and amniotic fluid. — Science, 1977, vol. 198, p. 635—636.
Teitelbaum P., Cheng M.-F., Rozin P. Development of feeding parallels its recovery after hypothalamic damage. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1969a, vol. 67, p. 430—441.
Teitelbaum P., Cheng M.-F., Rozin P. Stages of recovery and development of lateral hypothalamic control of food and water intake. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1969b, vol. 157, part 2, p. 849—860.
Thoman E. B., Wetzel A. W., Levine S. Learning in the neonatal rat. — Anim. Behav., 1968, vol. 16, p. 54—57.
Thor D. H. Isolation and copulatory behavior of the male laboratory rat. — Physiol. and Behav., 1980, vol. 25, p. 63—67.
Turner C. H., Davenport R. K., Rogers C. M. The effect of early deprivation on the social behavior of adolescent chimpanzees. — Amer. J. Psychiat., 1969, vol. 125, p. 1531—1536.
Velley L., Cardo B. Conséquences tardives d'une stimulation précoce de l'hypothalamus latéral sur l'apprentissage et l'inversion d'une discrimination luminère-obscurité. — Physiol. and Behav., 1978, vol. 21, p. 691—694.
Wade G. N. Sex hormones, regulatory behaviors and body weight. — In: Advan-

ces in the study of behavior / Ed J. S. Rosenblatt et al. New York, 1976, vol. 6, p. 201—279.
Wade G. N., Gray J. M. Gonadal effects on food intake and adiposity: a methabolic hypothesis. — Physiol. and Behav., 1979, vol. 22, p. 583—593.
Whalen R. E. Effects of mounting without intromission and intromission without ejaculation on sexual behavior and maze learning. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1961, vol. 54, p. 409—415.
Whalen R. E. The initiation of mating in naive female cats. — Anim. Behav., 1963, vol. 11, p. 461—463.
Widdowson E. M. Now the foetus is fed. — Proc. Nutr. Soc., 1969, vol. 28, p. 17—24.
Windle W. F. Physiology of the foetus. Origin and extent of function in prenatal life. Philadelphia; London, 1940. 249 p.
Windle W. F. Physiology of the foetus. Philadelphia; London, 1940. 237 p.
Windle W. F. Genesis of somatic motor function in mammalian embryos: a synthesizing article. — Physiol. Zool., 1944, vol. 17, p. 247—260.
Windle W. F., O'Donnell J. E., Glasshagle F. E. The early development of spontaneous and reflex behavior in cat embryos and fetuses. — Physiol. Zool., 1933, vol. 6, p. 521—541.
Wirth J. B., Epstein A. N. Ontogeny of thirst in the infant rat. — Amer. J. Physiol., 1976, vol. 230, p. 188—198.
Witschi E. Utilization of the egg albumen by the avian fetus. — In: Ornitologie als biologische Wissenschaft. Heidelberg, 1949, S. 111—112.
Wong R. Motivation: A biobehavioral analysis of consummatory activities. New York; London, 1976. 314 p.

Глава 5

ФОРМИРОВАНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Рассматривая поведение как результат процесса эволюции, нельзя не прийти к заключению, что индивидуальные поведенческие акты отражают адаптацию организма и вида в целом к особенностям среды обитания. Согласно теории системогенеза (Анохин, 1968, 1973, 1980), процессы созревания функциональных систем осуществляются в строгом соответствии с экологией вида при избирательном и гетерохронном включении их отдельных элементов. Впервые проблема причинных факторов формирования индивидуального поведения была поставлена Дарвиным в 1872 г. И. П. Павловым (Павлов, 1923) был разработан основанный, по его словам, на гениальном взмахе сеченовской мысли, принципиально новый объективный метод хронического эксперимента — метод условных рефлексов, давший в руки исследователей возможность разделения и тщательного изучения набора врожденных и приобретенных компонентов деятельности подопытных животных. Сложные ответы организма стали предметом не только строгого количественного изучения, но и исследования процесса их формирования в онтогенезе с целью выявления врожденного и приобретенного в структуре поведения (Lerman, 1953; Быков, Слоним, 1960; Kovach, 1964; Kovach et al., 1966). Заострение внимания на развитии того или иного компонента поведения, необходимость прибегать при этом к абстракции и упрощению ставили порой исследователя на неверный путь при поиске ответа на вопрос: является ли тот или иной целостный поведенческий акт «инстинктивным» или «условнорефлекторным», «врожденным» или «приобретенным»? Существование только двух источников, определяющих признаки организма, в том числе и видоспецифические особенности его поведения, — зиготы и среды не дает достаточных оснований для разделения на две противоположные и взаимоисключающие формы сложного адаптивного поведения, основанного на их взаимодействии. Об ошибочности и бесплодности таких представлений писали многие авторы (Schneirla, 1952; Hebb, 1953; Lehrman, 1953; Beach, 1955; Tinbergen, 1963; Слоним, 1967, 1976; Hinde, 1975). Имеются факты, свидетельствующие о том, что условные рефлексы

могут не только играть роль положительных или тормозных сигналов в осуществлении инстинктивного акта, но и входить в качестве составного компонента в сложные движения, основанные на врожденных реакциях. Образующиеся на разных этапах индивидуального развития условные рефлексы могут в значительной мере изменять картину видового поведения организма, касаясь не самой структуры инстинктивной завершающей реакции и сопровождающих ее физиологических изменений, а главным образом тех раздражителей, которые вызывают проявление этого двигательного акта. Кроме того, выделение только двух типов факторов, влияющих на развитие поведения, — генетических и связанных с обучением (Lorenz, 1961, 1965; Thorpe, 1963) — приводит к недооценке других важных влияний внешней среды на развитие поведения, которые могут осуществляться самыми различными путями и не укладываться в рамки общепринятых представлений об обучении. Роль генома и среды в формировании сложных биологически значимых индивидуальных, поведенческих адаптаций оценить, по остроумному замечанию Хебба (Hebb, 1953), столь же трудно, как решить вопрос, от чего больше зависит площадь — от длины или от ширины. Еще более неплодотворна идея деления поведения на врожденное и приобретенное.

Выявлению удельного значения факторов, детерминирующих поведение, может способствовать сравнительное изучение развития целостных поведенческих адаптаций. Развитие любой формы поведения связано с постепенным его видоизменением и сменой направляющих его сигнальных раздражителей. К моменту первого применения любая функциональная система является незрелой, базирующейся в значительной степени на врожденных реакциях. Вследствие гетерохронности созревания функциональных систем одни формы поведения, например пищевое, высоко организованы уже к моменту рождения, другие, например материнское, впервые проявляются на более поздних стадиях онтогенеза. В то же время попытки найти общие принципы формирования этих сложных форм поведения в онтогенезе могут способствовать выявлению единого биологического механизма формирования индивидуальных поведенческих адаптаций.

ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Движения, характерные для пищевого поведения у новорожденных млекопитающих стереотипны и в значительной степени не зависят от мотивационных факторов. В то же время специфическая пищевая реакция новорожденных (сосательные движения, слюноотделение) может быть до первого кормления вызвана лишь очень ограниченным набором раздражителей. Так, А. А. Волохов (1951) описал положительную двигательную реакцию у новорожденных крольчат при раздражении мордочки волосками. По данным А. А. Волохова, эта реакция отсутствует у котят, морских свинок и щенят.

Исследованиями Э. Р. Уждавини на собаках и В. К. Шепелевой на кошках и тюленях разных видов (Уждавини, Шепелева, 1966) было показано, что наиболее общим положительным раздражителем, вызывающим пищедобывательную реакцию у детенышей этих животных, является теплая поверхность. Эта реакция усиливается тактильным раздражением мордочки. Однако для ее возникновения необходимо прикосновение достаточно плотного пучка волосков или щетинок, что свидетельствует о ее высокой специализации. Положительная пищевая реакция на раздражение мордочки шерстью проявляется не сразу после рождения, а выражена особенно хорошо на 2-й день после рождения и исчезает без подкрепления через 2—3 дня. В то же время при наличии пищевого подкрепления даже при искусственном вскармливании она быстро закрепляется.

Обонятельные раздражения, как было показано на щенках, не оказывают никакого влияния на новорожденного и не вызывают у него положительной пищевой реакции сразу после рождения. При применении сильных искусственных запаховых раздражителей можно вызвать образование рефлексов у однодневного щенка, тогда как слюнной рефлекс на более слабый естественный запах шерсти матери образуется только на 5—10-й день (Слоним, 1967).

Исследования других авторов на котятах (Schneirla et al., 1963), щенках (Jeddi, 1970), детенышах обезьян (Harlow, Zimmermann, 1959) продемонстрировали, что пищевая реакция на прикосновение мордочкой к шерсти может тормозиться и даже извращаться терморегуляционными влияниями.

В опытах Харлоу и Циммермана (Harlow, Zimmermann, 1959) детенышей макак резусов изолировали от настоящих матерей и кормление их производили с использованием моделей матери в виде проволочного цилиндра или такого же цилиндра, обтянутого мягкой тканью. Независимо от того, какая модель применялась для кормления, детеныши обезьян бóльшую часть времени проводили в контакте с матерчатой моделью. Очевидно то, что мать служит источником пищи для детенышей, является далеко не единственным фактором, обеспечивающим их тесный контакт. Несмотря на почти непрерывное пребывание новорожденных детенышей млекопитающих в непосредственной близости от соска матери, лишь небольшую часть этого времени они действительно сосут. Это касается и детенышей обезьян, практически не выпускающих изо рта на ранних стадиях онтогенеза сосок матери, служащий для них как бы дополнительной точкой прикрепления.

В опытах на новорожденных котятах (Prechtl, 1952) было показано, что они демонстрируют отчетливую реакцию приближения к сосуду с нагретой водой, если температура его поверхности превышает температуру окружающих предметов более чем на 10°. При одинаковой температуре предъявляемых на выбор сосудов котята чаще приближались к сосуду, покрытому мехом, а не тканью. Важно отметить, что у новорожденных незрелорождающихся

детенышей, вскармливаемых в пределах постоянной гнездовой территории, какими являются среди млекопитающих сумчатые (отряд *Marsupialia*), некоторые представители отряда грызунов (*Rodentia*), хищные (*Carnivora*), приматы (*Primates*) и другие, терморегуляция крайне несовершенна (Wolburg, 1957). Отсутствие стабильной температуры собственного тела компенсируется теплом матери в ранний период развития. Резкое охлаждение таких детенышей вызывает у них активную двигательную реакцию в пределах возрастных особенностей и специфическую вокализацию, запускающую весь комплекс материнского поведения (Härtel, 1975; Häskins, 1977; Соколова, 1979, 1984), заключающийся в активном поиске котенка, переносе его в гнездо и вылизывании. Сходные реакции ухаживания за непрозревшим котенком, находящимся вне гнезда и издающим сигналы дискомфорта, наблюдались и у самцов или самок вне периода беременности или лактации. У кошек же, выкармливающих котят, реакции поиска котенка, сопровождаемые призывным мурлыканьем, могли возникать и при воспроизведении с магнитофона писков слепых котят своего или не своего пометов, без предъявления котят. Эти реакции угасали при частом и достаточно длительном воспроизведении сигналов детенышей, но быстро восстанавливались, если кошка находила поблизости от источника звука котенка. Все это свидетельствует о большой биологической значимости акустической связи между беспомощным непрозревшим детенышем и взрослыми кошками, обитающими в условиях, затрудняющих обнаружение котят с помощью зрения. Однако на ранних стадиях развития котенка такая связь является в основном односторонней.

Таким образом, для незрелорождающихся детенышей млекопитающих наиболее общим положительным раздражителем, удерживающим новорожденных около матери и обеспечивающим первый контакт с нею и проявление первых пищевых реакций, является теплая поверхность.

У зрелорождающихся детенышей млекопитающих, принадлежащих к отрядам копытных (*Perissodactyla*, *Artiodactyla*), хоботных (*Proboscidea*), мозоленогих (*Tylopoda*) и других, где из-за передвижения всего стада или молодняка с самками отсутствует постоянная гнездовая территория, наряду с общим для всех млекопитающих положительным пищевым раздражителем, предшествующим первому кормлению — прикосновению мордочки к теплой поверхности, важное место среди врожденных рефлексов занимают ответы на зрительные раздражения, такие как затемнение над головой, имитирующее стоящую над новорожденным мать (Слоним и др., 1955; Слоним, 1976), и следование за движущимся предметом. Эти рефлексы особенно хорошо проявляются на 1—3-й день жизни. Так, если кормление происходит из рожка без затемнения над головой или затемнение не подкрепляется пищей, то в течение первых трех дней положительная пищевая реакция исчезает. Визуальные раздражители в этом случае, как

и тактильные, вызванные прикосновением к шерсти у незрелорождающихся детенышей, играют второстепенную роль, и пищевая реакция на них может тормозиться или видоизменяться в зависимости от ситуации.

Следовательно, наиболее рано проявляющейся в онтогенезе врожденной реакцией детенышей млекопитающих является положительный термотаксис, который и обеспечивает контакт с матерью в первые минуты жизни.

Для развития реакций на дополнительные сенсорные раздражители характерно наличие определенных стадий созревания, упрочения и исчезновения.

Формирование пищевых реакций не завершается к моменту первого кормления, а продолжается в направлении постепенного усложнения пищедобывательного поведения. Происходит образование новых реакций, часто связанных цепным взаимодействием, образующихся без длительной тренировки и не имеющих характерных для условного рефлекса признаков. В то же время эти реакции нельзя отнести и к безусловным, врожденным рефлексам, поскольку даже у новорожденных одного помета они могут различаться в зависимости от конкретных условий выращивания детенышей. Темброк (Tembrock, 1964) назвал процесс приобретения таких реакций облигатным обучением. Их формирование связано с определенными критическими периодами постнатального онтогенеза. По наблюдениям ряда авторов (Scott, Marston, 1950; Härtel, 1975) и нашим данным (Соколова, 1979, 1984; Куликов и др., 1982; Батуев и др., 1983), у детенышей домашней кошки можно выделить 4 таких периода, в ходе которых вместе с другими формами деятельности совершенствуется и пищедобывательное поведение: первый охватывает сроки от рождения до 7—9 дней, т. е. до момента открывания глаз и наружных слуховых проходов. Второй период длится около 20 дней и заканчивается к концу 1-го месяца жизни котят. Эти периоды иногда объединяют в один — ранний постнатальный (Фабри, 1956; Слоним, 1976). Третий период продолжается от конца первого месяца до 9—11-недельного возраста, и, наконец, четвертый период завершается к 7 месяцам постнатального развития.

Котята первого возрастного периода с недоразвитыми системами зрительного и слухового восприятия и локомоции ориентируются в ближайшем окружении главным образом с помощью тактильной, обонятельной и вкусовой чувствительности (Шулейкина, 1971; Богомолова, 1976, 1978).

Как уже отмечалось, сразу после рождения котята находят мать, проявляя положительный термотаксис, который обогащается к концу 1-го дня и во 2-й день жизни дополнительными рефлексами на тактильные (прикосновение к шерсти), а затем и обонятельные раздражения, если они сопровождаются тепловым и пищевым подкреплением.

Уже к концу 1-го дня жизни котенок способен не только узнавать мать, но и отдифференцировать признаки «своей» и «чужой»

гнездовой территории по термотактильным раздражениям, т. е. осуществлять дистантный поиск матери и дома на небольшом расстоянии. Этот этап пищедобывания часто рассматривают как так называемую хоминговую ориентацию детенышей (Лущекин, 1981, 1982). В сенсорной ориентации дистантного поиска матери, начиная с 6-го дня жизни и до момента открывания глаз и слуховых проходов, ведущую роль играет обонятельная рецепция (Blass et al., 1977; Дьячкова, 1976; Богомолова, 1978; Freeman, Rosenblatt, 1978). В этом периоде развития у котят в осуществлении хоминговой ориентации и пищедобывания преобладают неспецифические реакции — общая активация, усиление моторики, вокализация. Успешность достижения домашней зоны при этом крайне низка (Лущекин, 1981). Следствием незрелости систем гомеостаза является нестабильность температуры тела. Естественно, что постоянный контакт с матерью в этих условиях имеет большое биологическое значение. Ведущую роль в поддержании такого контакта играет кошка-мать, которая находит детенышей, ориентируясь главным образом по издаваемым ими крикам (Tembrock, 1971; Härtel, 1975; Häskins, 1977; Соколова, 1979, 1984; Соколова, Куликов, 1982). Центральное место в поведении котят этого возраста занимает кормление, которое всегда начинается по инициативе матери.

Второй период начинается с момента открывания глаз и наружных слуховых проходов — на 9—12-й день жизни (Olmstead, Villablanca, 1980). Котята в этом периоде быстро развиваются, значительно увеличивают свой вес. К тактильной и обонятельной чувствительности, функционировавшим в раннем постнатальном периоде, добавляются такие важные виды рецепции, как зрительная и слуховая, но есть сведения и о более ранних сроках появления ориентировочной реакции на звук (Gottlieb, 1971; Olmstead, Villablanca, 1980). У 25-дневных котят ушные раковины уже могут вполне скоординированно и быстро поворачиваться в сторону источника звука. К 28—30-му дню жизни все сенсорные органы полностью сформированы и функционируют. В этом периоде продолжается развитие моторики. В 12 дней при нормальном развитии котята уже могут сидеть, опираясь на передние лапы, в 17 могут стоять на всех четырех лапах. И хотя в этом возрасте они еще не способны координировать движения головы и тела с передвижением ног, к концу второго периода, а иногда и раньше (к 21—23-му дню жизни) эта способность появляется. Одновременно с этим появляется возможность поднимать и держать на весу сначала одну, а затем и обе передние лапы, сидя на задних. В целом в течение первых четырех недель моторный аппарат, системы, координирующие его работу и сенсорные органы, развиваются до своих максимальных возможностей. В это же время происходит прогрессивное развитие поведения путем добавления новых элементов. Значительно усложняется и пищедобывательное поведение. В течение первых двух недель котята могут только приближаться к источнику пищи — к матери. Во вто-

ром периоде, когда мать все чаще покидает гнездо, у детенышей проявляется и реакция отступления перед быстро приближающимися новыми объектами. К концу второго периода котята начинают выходить из гнезда. По нашим наблюдениям, именно в этом периоде кошка впервые после рождения котят начинает издавать призывные «материнские» сигналы (обычно это мурлы-

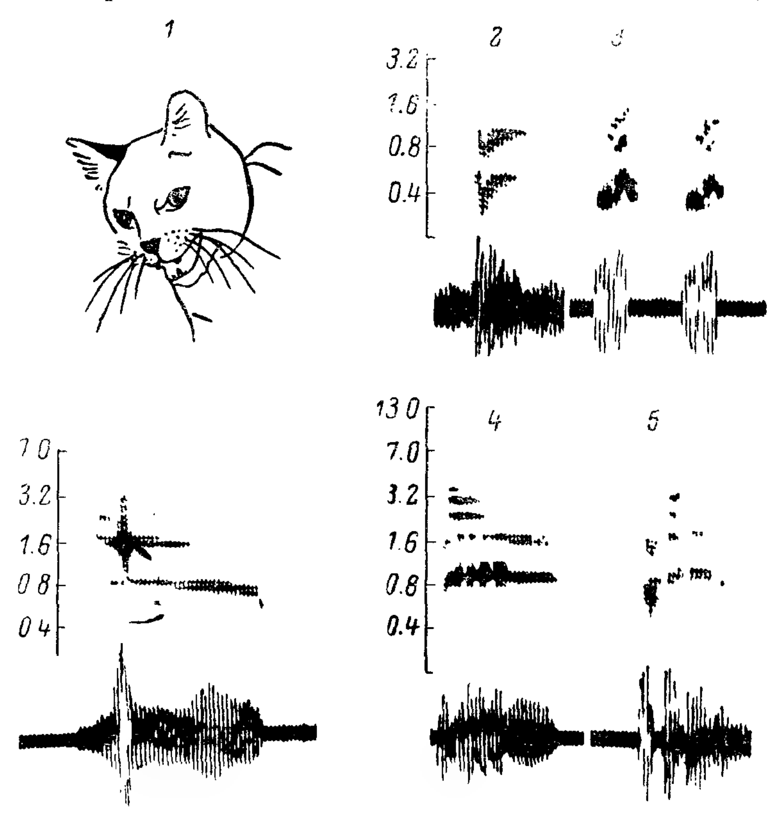


Рис. 36. Спектрограммы и осциллограммы мяуканья (*1, внизу*), мурлыканья (*2, 3*) и мурлыканья, переходящего в мяуканье (*4, 5*), используемых взрослой кошкой для призыва своих котят.

канье или смешанный сигнал, представляющий переход мурлыканья в мяуканье, и наоборот, — рис. 36), в ответ на которые котенок приближается к ней. Кошка обычно издает такие сигналы при изъятии котенка из гнезда (Brown et al., 1978). Начиная с 8—10-дневного возраста котята при осуществлении хоминговой ориентации используют наряду с тактильными и обонятельными акустические сигналы. Акустические сигналы, издаваемые лактирующей кошкой, обычно представляют собой тихое непрерывное мурлыкание. Они входят в число стимулов, обеспечивающих пространственную ориентацию котенка при поиске им

гнезда. Показано, что способность к локализации источника звука достигает дефинитивного уровня к 12—15-му дню постнатальной жизни. До этого возраста котята, несмотря на предъявление им материнских сигналов при поиске гнезда, как правило, движутся по кругу, увеличивая радиус поиска, пока не наткнутся на гнездо или не будут найдены матерью (Лущекин, 1981). Уже в первые дни после рождения у котят можно зарегистрировать электрические реакции в специфических образованиях слуховой системы при стимуляции тональными посылками. Полоса эффективных частот заполнения тональных посылок расположена в диапазоне 200—2500 Гц, что связывают с незрелостью рецепторов в других частях улитки. В кохлеарных ядрах вызванная активность нейронов обнаруживается у котят младшей возрастной группы в полосе частот 1—3 кГц при высоких уровнях интенсивности звуковых стимулов (Батуев и др., 1983). По данным многих авторов, примерно ко 2-й неделе постнатального развития вызванные потенциалы (ВП) и нейронная активность (величины латентных периодов и порогов, компонентный состав) в разных отделах слухового анализатора свидетельствуют о созревании слуховой функции (Gottlieb, 1971; Romand et al., 1973; Aitkin, Reynolds, 1975; Mair et al., 1978). Было показано (Соколова, Куликов, 1982), что у всех видоспецифических акустических сигналов взрослых кошек (за исключением широкополосного шипения) энергетически выраженные спектральные составляющие расположены в диапазоне 0.4—2.0 кГц (рис. 37). При этом в сигналах мурлыканья и мурлыканья, переходящего в мяуканье, — основных призывных сигналов, используемых лактирующей самкой при контакте с детенышами (Moelk, 1944; Härtel, 1975; Соколова, 1979, 1984), наблюдается повышение энергетической выраженности спектральных составляющих именно в этом диапазоне.

Созревание зрительной функции и появление возможности зрительного ориентирования задерживаются по сравнению с развитием слуховой системы. Зрительный контроль расположения гнезда, матери и сопометников отчетливо проявляется у котят лишь к месячному возрасту. Становление зрительной рецепции приводит к постепенному исчезновению хоминговой ориентации и к замене ее ориентировочно-исследовательскими и игровыми формами поведения. Зрительная депривация у котят значительно замедляет этот процесс (Лущекин, Шулейкина, 1982). Однако предъявление призывных звуков котятам не только в условиях зрительной депривации, но и в норме стимулирует возвращение в гнездо и в конце второго и даже в третьем периоде.

Во втором периоде развития котят кошка продолжает кормить их, но начало кормления все больше начинает зависеть от инициативы детенышей. В то же время кошка продолжает активно реагировать на призывные крики котят и играет основную роль в том, чтобы все они держались вместе. Такой двусторонний контакт сохраняется и в начале третьего периода.

Во втором, переходном, периоде у котят наблюдаются первые проявления хищничества (Baerends-van-Roon, Baerends, 1979; Adamec et al., 1980a, 1980b, 1980c). Когда котята достигают

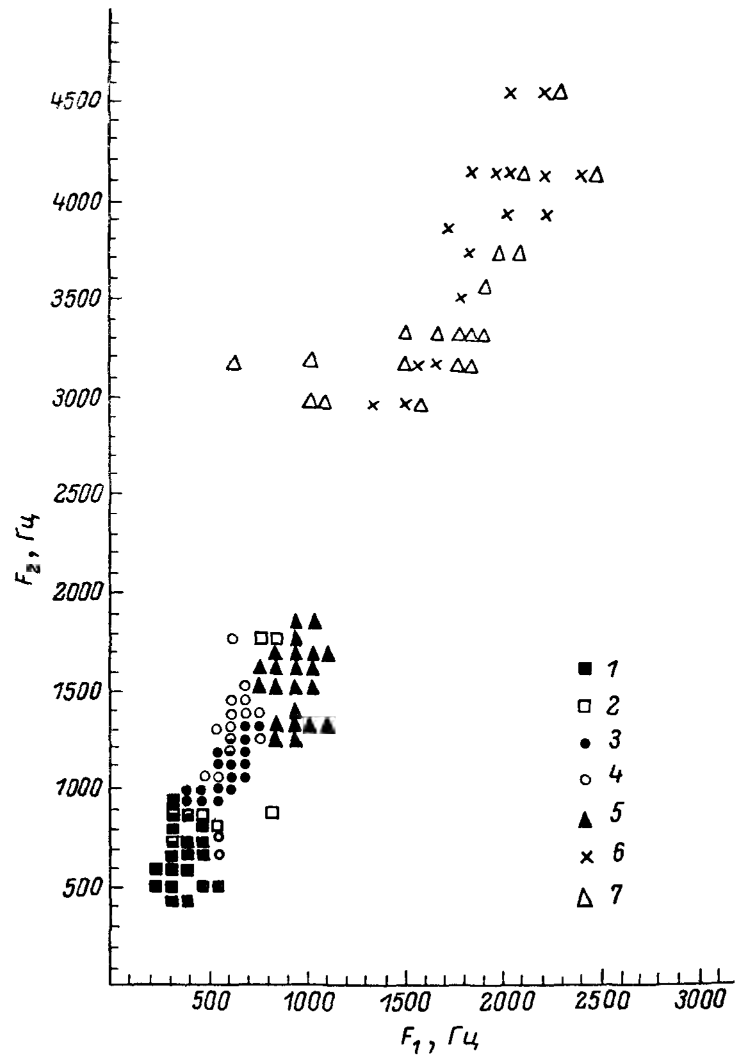


Рис. 37. *Области видоспецифических вокализаций кошек в плоскости п*ᵛ *первой* (F_1) *и второй* (F_2) *формант.*

1 — вой самцов; *2* — вой самок; *3* — «песни» доминантного самца; *4* — «песни» субдоминантного самца; *5* — мяуканье; *6* — писки непрозревших котят; *7* — писки котят в возрасте 30 дней. *Каждый символ* — результат измерения одного сигнала.

4-недельного возраста, свободно живущие кошки начинают приносить им добычу. Обычно это умерщвленные грызуны. Иногда она убивает и ест мышь сама в присутствии котят. Постепенно

котята начинают присоединяться к еде. Подходя к гнезду, мать издает типичный призывной сигнал («мрау»), по которому котята собираются около нее. Мать бросает добычу перед детенышами, и они начинают лизать, нюхать и кусать ее. Если добыча еще жива и движется, котята преследуют ее. Иногда во время такого преследования жертва пытается защищаться, что заставляет котенка отступить. Если ни один из котят не убьет мышь, мать ловит ее сама, убивает и снова кладет перед котятами.

В переходном периоде котята еще не способны самостоятельно добывать пищу. Самый ранний описанный в литературе случай умерщвления мыши 27-дневным котенком (Baerends-van-Roon, Baerends, 1979) объясняется малыми размерами предъявленного мышонка.

Обычно способность убивать добычу самостоятельно появляется у котят в третьем (ювенильном, игровом) периоде. Этот период характеризуется интенсивным развитием ориентировочно-исследовательского и игрового поведения котят. Кошка все чаще начинает покидать котят, даже отталкивает и избегает их. Периоды кормления становятся менее продолжительными. К концу этого периода детеныши диких кошек начинают самостоятельно охотиться (Бобринский, 1932; Новиков, 1956). Бодрствующие котята в этом периоде непрерывно исследуют окружающую территорию. Бегающие свободно котята часто пытаются нападать друг на друга, попеременно играя роль атакующего и атакуемого. Игра способствует освоению окружающей территории. Котята учатся подкрадываться из-за прикрытия, лежать в засаде, избегать опасности, выбирать места для наблюдения. К концу 6-й недели открытые перебежки при преследовании движущихся предметов все чаще заменяются подкрадыванием с использованием различных прикрытий. Котята крадутся, касаясь брюшком земли, при этом уши насторожены, глаза широко открыты. Завершение формирования моторного аппарата и сенсорных органов в течение первых четырех недель жизни дает возможность развития игровых форм поведения. Игра служит подготовкой ко «взрослым» формам активности, способствуя накоплению необходимого опыта путем упражнений как сенсорных систем, так и моторики. Игровая активность животных представляет собой сложный комплекс разнообразных поведенческих актов, являясь по своей сути развивающейся деятельностью, охватывающей большинство функциональных сфер. В ходе ее развития совершенствуются не целостные поведенческие акты, присущие взрослым животным, а составляющие их сенсомоторные компоненты.

Следует отметить, что только у высших позвоночных обнаружена способность комбинировать отдельные звенья различных инстинктивных реакций в игре, таким образом обусловливая возможность возникновения новых последовательностей движения (Leyhausen, 1973b). На 5-й и 6-й неделе заметно возрастает время, в течение которого котенок может концентрировать свое внимание на одном объекте, появляется реакция слежения за

быстро перемещающимися предметами. В этом периоде котята наблюдают за действиями матери и сопометников во время преследования ими добычи, иногда атакуют «охотящегося». Впоследствии внимание котенка все чаще переключается на объект охоты, совершаются первые попытки самостоятельного преследования, в ходе которого проявляются движения, имитирующие действия матери и других котят или взрослых кошек.

Первые попытки убить пойманную мышь в значительной степени различаются у разных котят. Но эти различия уменьшаются после успешного умерщвления 4—5 мышей, и поведение стереотипизируется. Сначала котята могут задерживать мышь лапами в любом направлении, нанося укусы в различные части тела. Следует отметить, что и взрослые кошки без предшествующего опыта не способны убить добычу при первой встрече с ней (Leyhausen, 1956, 1973a; Lorenz, 1973). В дальнейшем котята при прыжке все чаще располагают свое тело так, чтобы голова мыши была направлена вперед, между их лапами, а укусы направляются в затылочную область головы и шеи за ушами. Неудачных попыток убить мышь может быть сделано много, но достаточно 1—5 успешных умерщвлений добычи для того, чтобы котенок приобрел стереотипный способ нанесения убивающего укуса в определенное место. Многие авторы (Leyhausen, 1956, 1965, 1973a; Baerends-van-Roon, Baerends, 1979) сравнивают образование этой формы пищедобывательного поведения с импринтингом, определяющим, например, рефлекс следования за движущимся предметом у птенцов, описанный Лоренцом (Lorenz, 1935). Это сравнение оправдывается наличием так называемых чувствительных периодов в формировании охотничьего поведения у кошек и других млекопитающих. Большинство котят начинают убивать мышь в возрасте от 35 до 47 дней в том случае, если они имеют возможность играть с мышью начиная с месячного возраста. В опытах, проведенных на нетренированных ранее 5-месячных котятах (Berry, 1908), было показано, что они не способны убивать и не едят убитых мышей, лишь проявляя интерес к движущейся добыче. По мнению многих авторов, инстинкт ловли и убивания добычи проявляется у котят в возрасте от 4 до 8 недель (Yerkes, Bloomfield, 1910; Kuo, 1930, 1938; Egan, 1972, 1976; Leyhausen, 1973a, 1973b; Lorenz, 1973; West, 1974; Barett, Baterson, 1978; Baerends-van-Roon, Baerends, 1979). В 8 недель котята уже могут с одного укуса убить мышь массой 20—30 г, а к концу игрового периода, т. е. к 4—5 мес, детеныши диких кошек, как уже отмечалось, начинают самостоятельно охотиться. Домашние же кошки перестают кормить своих детенышей в следующем, четвертом, периоде, связанном с половым созреванием котят.

Период полового созревания заканчивается у кошек к 7—9 мес. Движения котят этого возраста все больше приближаются к движениям взрослых кошек, постепенно уменьшается доля игровых компонентов в поведении. Котята, несмотря на то что мать еще продолжает кормить их, все дальше отходят от гнезда, смелее

обследуют новую территорию, могут сами ловить и убивать добычу. Хищническое поведение в этом периоде все более совершенствуется, движения стереотипизируются. В то же время возрастает роль акустических и визуальных сигналов, сопровождающих перемещение объектов охоты. Существенную роль в формировании модели пищедобывательного поведения (в данном случае поведения хищника) играют условные рефлексы, образующиеся на натуральные и искусственные воздействия внешней среды в процессе охоты. К концу этого периода развития непосредственное преследование добычи сменяется более сложными формами поведения, включающими элементы вероятностного прогнозирования и экстраполяции. Если объект охоты достаточно удален, кошка осторожно подбирается к нему, используя любые укрытия, может подолгу сидеть или лежать на специальном наблюдательном посту, подпуская добычу на доступное расстояние. Все это завершается стремительным броском или прыжком. К 7—9 месяцам заканчивается половое созревание котят, у них полностью сменяются зубы, что дает возможность успешно охотиться, и семья распадается. При этом молодые самки часто держатся с матерью, даже сами становясь матерями. Между ними не возникает, как правило, конфликтных ситуаций. Они могут принимать участие в выращивании котят других пометов (Ewer, 1961). По отношению к молодым самцам мать обычно проявляет агрессивность, начиная с достижения ими 12—15-месячного возраста. Эта агрессивность усиливается во время новой беременности и особенно перед родами. После родов молодые самцы изгоняются из гнезда. Часто они исчезают и из ближайших окрестностей.

МАТЕРИНСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Взаимосвязь между родителями и детенышами у животных носит обычно сезонный характер, так как у большинства из них размножение бывает приурочено к наиболее благоприятному для выращивания детенышей времени года. Период рождения детенышей и их выкармливания является наиболее тяжелым и опасным для матери и самих детенышей. Особенно для незрелорождающихся млекопитающих, детеныши которых появляются на свет голыми или со слабо развитым шерстным покровом, слепыми, с закрытыми слуховыми проходами, пойкилотермными, практически неспособными к самостоятельному передвижению. Основным связующим звеном между родителями и детенышами является процесс кормления молодняка. У млекопитающих кормление детенышей на ранних стадиях постнатального развития осуществляется молоком матери, поэтому у большинства из них забота о потомстве свойственна главным образом самкам. Материнская забота о потомстве может быть определена как многоактное поведение, в котором объединены и интегрированы врожденные и индивидуально приобретенные компоненты. Отдельные, элементарные акты поведения, имеющие сложный генез, в которых взаимо-

действуют в различных соотношениях врожденное и индивидуальный опыт, Л. В. Крушинский (1960) назвал унитарными реакциями. Поведение животных, в том числе и забота о потомстве складывается из отдельных унитарных единиц и распадается на них в случае нарушения целостности нервной системы, особенно при повреждении коры головного мозга или при выращивании животных в изоляции, или в условиях, не соответствующих естественной среде обитания (Крушинский, 1960, 1977; Слоним, 1967). В нормальных условиях эти элементарные акты сменяют друг друга, являясь «логическим следствием» предыдущих или вытекая из них (Вагнер, 1912, 1923).

Формы заботы о потомстве у разных отрядов и семейств млекопитающих различны. У сумчатых детеныш рождается настолько беспомощным, что долгое время донашивается в сумке. Новорожденные сумчатые особенно мелкие среди млекопитающих. Они рождаются слепыми и голыми с плохо развитыми конечностями. Длина тела новорожденного детеныша кенгуру не превышает 2 см. Сроки беременности у сумчатых невелики: у опоссума — 12 дней, у гигантского кенгуру — 38—40 дней. Но после рождения детеныш гигантского кенгуру остается в сумке от 8 до 9 мес (Бобрецкий, 1891; Наумов, Карташев, 1979).

У насекомоядных (землеройки, кроты, ежи) беременность длится от 3 до 7 недель. Детеныши рождаются незрелыми и в течение первого месяца жизни находятся в гнезде, питаясь молоком матери. Гнездо в виде небольшого углубления, выстланного листьями, мхом, устраивает самка. В охране выводка часто принимает участие и самец. После прозревания (на 14—15-й день) детеныши начинают выбираться из гнезда, а к концу периода молочного кормления, не превышающему 1 мес, выводок распадается (Попов, 1960; Новиков и др., 1970).

У грызунов, живущих в различных экологических условиях, сроки беременности различны. У домовой мыши и серой полевки она продолжается 2—3 недели, у крупных норников — сурков — составляет 30—40 дней, у белок — 35—40 дней (Наумов, Карташев, 1979). У мышевидных грызунов чрезвычайно развита забота о потомстве, которую часто проявляют не только самки, но и самцы (Chauvin, 1972). У крыс хорошо развиты такие формы родительского поведения, как вылизывание детенышей, перенос их в гнездо или с одной гнездовой территории на другую. Перетаскивание детенышей связано как с расползанием их, так и с тем, что самка часто меняет место расположения гнезда, в связи с чем и гнездостроительная активность самок сохраняется в течение двух недель после родов. Поисковая реакция у самок может вызываться различными раздражителями, но наиболее значимыми для лактирующей самки являются писки непрозревших детенышей, которые инициируют активный поиск даже при воспроизведении их с магнитофона (Мальцев, 1975). Этот видоспецифический комплекс материнских реакций может быть нарушен выращиванием в изоляции или в условиях, значительно отличающихся

от естественных. В специальных экспериментах детеныши крысы начиная с 17-го дня содержались в отдельных клетках с сетчатым полом, на котором не могли задержаться выделения или частицы корма, который давался в измельченном виде. В таких условиях в период всего индивидуального развития крысам никогда не приходилось совершать хватательных движений или переносить предметы. После рождения потомства у этих крыс оказалось, что самки не могут строить гнезда и собирать детенышей в одно место. Начиная с 3—4-й недели детеныши крыс могут добывать себе корм самостоятельно. В это время кончается период лактации и самка начинает избегать детенышей, перестает проявлять заботу о них.

У представителей семейства кошачьих срок беременности и длительность периода заботы о потомстве удлиняется по сравнению с грызунами. У мелких диких кошек мать заботится о детенышах до 3—5 мес, у крупных, например у тигра, — до 2—3 лет (Наумов, Карташев, 1979). Сходные формы и длительность периодов заботы о детенышах наблюдаются у собачьих. Лисы, например, до месячного возраста детенышей оставляют их ненадолго и только в сумерки. В месячном возрасте лисята начинают выходить из норы, но мать продолжает опекать их до 5—6 мес, когда у молодняка появляется способность к самостоятельной охоте. У волков детеныши живут с матерью до 3-летнего возраста (Lorenz, 1971).

Наибольшей выраженности среди незрелорождающихся млекопитающих забота о потомстве достигает у обезьян. Детеныш сразу после появления на свет повисает на шее матери, и она практически не расстается с ним в течение 15—20 дней. Поддержанию такого тесного контакта в значительной степени способствует положительный термотаксис детенышей, свойственные детенышам обезьян хватательный и сосательный рефлексы (Chauvin, 1972; Tinbergen, 1978). Начиная с недельного возраста хватательный рефлекс у детенышей ослабевает, вместе с тем активизируется исследовательская деятельность. При возникновении необычной ситуации детеныш укрывается на груди матери, но постепенно исследовательские реакции подавляют стремление к бегству. Начиная с 5—6 мес независимость детенышей обезьян еще более увеличивается. В играх со сверстниками происходит установление иерархии, чему способствуют взрослые особи. Связь детенышей с матерью может поддерживаться до 3 лет, даже когда у нее появляется следующий детеныш (Ладыгина-Котс, 1959; Крушинский, 1977; Snowdown, Suomi, 1982; Snowdown, 1983).

Большую роль в организации материнского поведения у обезьян, особенно у человекообразных, играют голосовые реакции детенышей, уже достаточно оформившиеся к моменту их первого проявления, о чем свидетельствует правильная оценка их взрослыми обезьянами. При этом одни сигналы, как комплекс сигналов гуления, например, или серии контактных сигналов, свидетельствуют о благополучном состоянии детеныша, другие —

защитные или агрессивные звуки детенышей — заставляют мать немедленно мобилизоваться для защиты своего детеныша (Фирсов, Плотников, 1981; Marler, 1982). Общей чертой заботы о потомстве у незрелорождающих животных является длительная связь детенышей с матерью, вызванная начальным несовершенством сенсорных и моторных систем организма детенышей, относительно медленным их развитием. По мнению Л. А. Орбели (1949), эта особенность дает незрелорождающимся животным возможность более точно приспосабливаться к воздействиям окружающей среды. Вследствие длительного формирования в онтогенезе развивающиеся механизмы различных компонентов поведения подвергаются более продолжительному воздействию внешних факторов, что способствует возникновению более совершенных и подвижных форм рефлекторной деятельности, обеспечивающих приспособляемость к постоянно меняющимся условиям внешней среды.

Большинство зрелорождающихся млекопитающих ведут подвижный образ жизни, мигрируя на обширных пространствах, и не имеют постоянной гнездовой территории. Забота о потомстве у них принимает формы, не свойственные незрелорождающимся животным, однако у многих из них связь матери с детенышем продолжительна и играет существенную роль в установлении внутривидовых контактов.

Наименее длительный срок (всего несколько дней после рождения) остаются с детенышами самки зайцев. В выкармливании детенышей принимают участие все лактирующие самки, находящиеся на данной территории, что свидетельствует об отсутствии запечатления внешних признаков своего детеныша матерью.

У большинства копытных, живущих стадами, детеныши пытаются встать и сделать первые шаги уже через 15—20 мин после рождения и очень скоро начинают повсюду следовать за матерью. У северных оленей, косуль и других копытных самки во время родов и в течение некоторого времени после отела отделяются от стада. Первые 3—4 ч после рождения являются чувствительным периодом для детеныша и для матери, во время которого устанавливается тесная визуальная, акустическая и ольфакторная связь между ними. В это время детеныш необратимо запоминает на длительное время или на всю жизнь зрительные образы, обонятельные признаки, звуковые сигналы матери или объекта, заменившего ее. Примером такого запечатления (импринтинга) может служить реакция следования за матерью. Если в течение критического периода формирования общения детеныш не имеет возможности установить связи с особями своего вида, впоследствии он может оказаться совершенно неспособным к общению с себе подобными и будет испытывать затруднения не только в коммуникативном, но и в воспроизводительном поведении (Huxley, Koch, 1968; Ильичев, 1975; Фабри, 1976). Формирование первичных коммуникативных связей совершается не только путем запечатления родителей детенышами, но и путем «обратного запечатления» детенышей, в котором наряду с оптическими и ольфак-

торными признаками, существенную роль играют акустические сигналы, издаваемые детенышами. Если в течение 3—4 ч изолировать детеныша от матери, она не сможет отличить его от других. С другой стороны, в период запечатления самки легко принимают и начинают выкармливать чужих детенышей. Эта особенность нервной деятельности свойственна как зрелорождающим, так и незрелорождающим животным. Связь детенышей копытных с матерью преобладает до 5—8 мес после появления у них стадного рефлекса (Баскин, 1967, 1976).

Высокоразвитые зрелорождающие, какими являются, например, слоны — представители отряда хоботных, в течение очень длительного времени (нескольких лет) заботятся о своем потомстве (Кашкаров, Стачинский, 1940), не уступая в разнообразии форм родительского поведения незрелорождающим животным.

Прогрессивной чертой эволюционного развития является совершенствование форм родительского поведения как у незрелорождающих, так и у зрелорождающих животных. По мере возрастания эволюционного уровня и усложнения экологических условий удлиняются сроки непосредственного контакта матери с детенышами, наиболее длительные у приматов среди незрелорождающих и у слонов среди зрелорождающих.

Прогрессивные эволюционные приобретения, обеспечивающие более гибкое приспособление растущего организма к условиям обитания, имеют сложную природу и включают в себя разные формы заботы о потомстве. Всем комплексом этих факторов определяется в каждом случае конкретный ход постнатального развития поведения.

В нашей работе проводились наблюдения за становлением родительского поведения у 9 половозрелых самок. Семь из них уже имели котят ранее, две не имели котят до начала наблюдения за ними и были выращены начиная с 3—4-недельного возраста в домашних условиях без контакта с другими кошками и котятами до 9—12 мес (Соколова, 1979; Соколова, Лиханова, 1984). Проводились запись и анализ видоспецифических акустических сигналов котят разного возраста, взрослых самок и самцов в различных поведенческих ситуациях (Соколова, Куликов, 1982).

Свободно живущие кошки в течение первых двух дней после родов остаются с детенышами непрерывно без еды, питья и отправления естественных надобностей. В течение первых трех недель жизни котята покидают гнездо не более чем на 15 мин (Schneirla et al., 1963; Baerends-von-Roon, Baerends, 1979). В наших опытах кошки оставляли котят ненадолго уже с первого дня после родов. Длительность отлучек кошки из гнезда увеличивается только после достижения котятами 4-недельного возраста. В это время кошка может отсутствовать до часа; возвращаясь, она часто приносит добычу (Rosenblatt, Schneirla, 1962). В наших опытах проводились наблюдения над замкнутым сообществом беспородных кошек, состоящим из 4 половозрелых самок, 1 самца и появляющихся время от времени выводков котят. По достижении

котятами 4—7-месячного возраста, а иногда и ранее они удалялись из сообщества.

В наших экспериментах поведение опытных кошек во время родов и сразу же после них было довольно однотипно. Новорожденные котята появляются на свет с интервалом приблизительно в 15 мин. Почти немедленно мать съедает плаценту и околоплодные оболочки, обычно останавливаясь в несколько сантиметрах от котенка. Сразу же после рождения всех котят данного помета кошка вылизывает их, производя усиленный массаж боковых поверхностей тела. В ответ на прикосновение языка матери котенок реагирует сокращением туловищной мускулатуры на вылизываемой стороне, в результате как бы подставляя противоположную сторону. Таким образом вызываются автоматические движения, способствующие передвижению котенка в определенном направлении. Поскольку мать начинает вылизывание котят всегда с головы, то котята постепенно продвигаются вперед к ней. Как уже отмечалось, у котят, кроме того, проявляется положительный термотаксис и они могут находить мать или наиболее теплый участок гнездовой территории, находясь от них на расстоянии, не превышающем нескольких сантиметров. Вылизыванием котят кошка чистит и согревает их, стимулирует перистальтическую деятельность кишечника и нормальное функционирование их выделительной системы. Уже в течение первого часа после родов самка начинает кормить котят. Для этого она ложится на бок и принимает позу «огораживания» своим телом и конечностями всех собранных ею вместе котят. После многочисленных попыток котята находят соски. Наши наблюдения и данные литературы (Schneirla et al., 1963) свидетельствуют о том, что кормление непрозревших котят всегда начинается по инициативе матери. Температурные, а затем и обонятельные раздражители (Богомолова, 1976; Rosenblatt et al., 1969) являются для котят не столько ориентиром, инициирующим направленное приближение к матери, сколько фактором, оказывающим на них успокаивающее действие. Собирая котят вместе, самка ориентируется главным образом на издаваемые ими крики. Молчащих почему-либо котят кошки бросают (Tembrock, 1971).

Сигналы непрозревших котят характеризуются высоким уровнем стабильности спектральных составляющих. В спектрограммах криков непрозревшего котенка отчетливо представлены участки в диапазоне от 1.8 до 40 кГц (рис. 38, *IV*). Длительность вокализаций котят составляла 0.5—0.8 с. Для начальных и конечных участков этих сигналов было характерно наличие модуляции (рис. 38, *II*, *а*), достигающей величины 0.4—1.5 кГц. Эти сигналы издаются котятами при нахождении вне гнезда непрерывно, а иногда и в гнезде, с периодом следования около 0.8—1 с. Появление вне гнезда непрозревшего котенка, издававшего призывные сигналы, вызывало у матери, а в ряде случаев и у других подопытных кошек (половозрелых самок и самца, а также котят в возрасте 3 и 4 мес) поведение материнского ухаживания, заключавшегося

в вылизывании котенка. Кошка-мать, а иногда и другие самки после вылизывания относили котенка в гнездо.

При изолированном предъявлении воспроизводимых с магнитофона сигналов котят в возрасте 3, 5 и 9 дней пяти подопытным

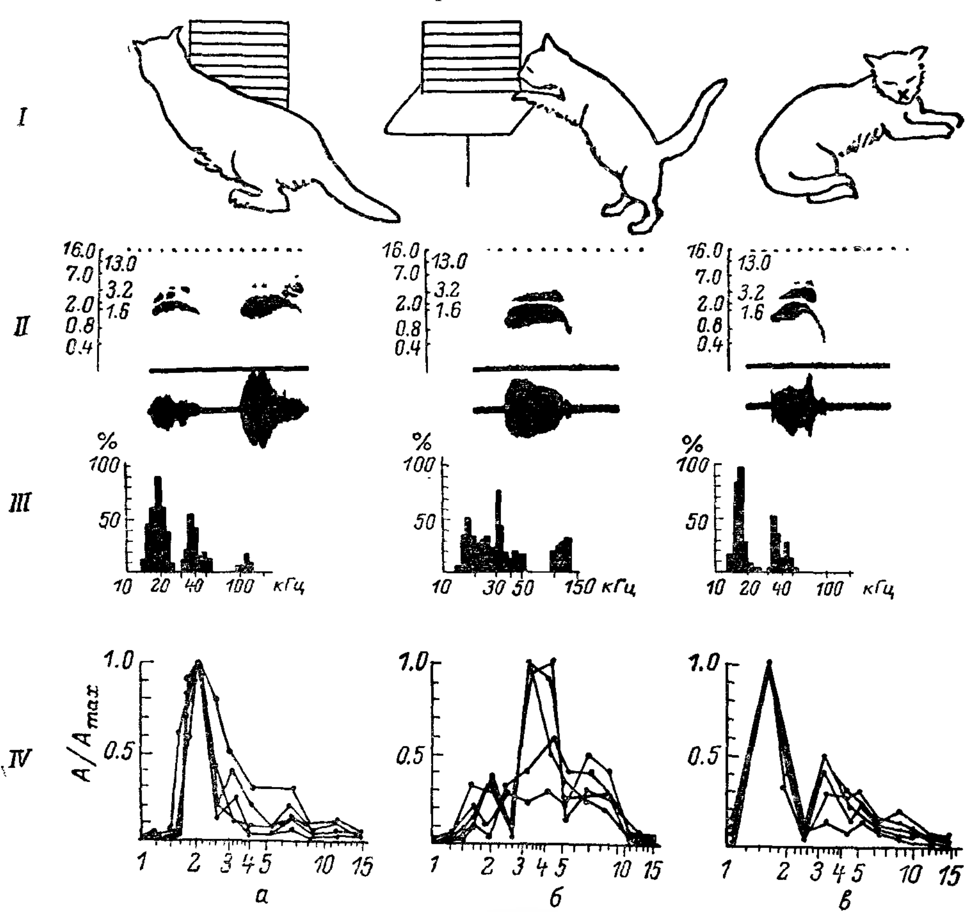


Рис. 38. Спектральные характеристики сигналов котят разных возрастных групп и образцы ответных материнских поведенческих реакций.

I: *а*, *б* — *поисковая реакция лактирующей самки*; *в* — *отсутствие реакции при предъявлении сигналов котят старших возрастных групп*. *II* — спектрограммы сигналов. *III* — распределение вероятности проявления (*ось ординат*, %) формантных частот (*ось абсцисс*, кГц) в сигналах котят в возрасте 3–9 дней (*а*), 18–23 дней (*б*), 26–40 дней (*в*). *IV* — нормированные спектры, приведенные к частоте с максимальной амплитудой (*ось ординат*), иллюстрируют изменение уровня звукового давления на разных частотах (*ось абсцисс*, кГц) в сигналах котят в возрасте 5 (*а*), 18 (*б*) и 26 (*в*) дней.

самкам в период лактации наблюдалась отчетливая реакция (рис. 38, *I*), сопровождаемая мяуканьем (рис. 36, *1*) или шипением, рычанием и воем, обращенными к экспериментатору (рис. 39). Сходные сигналы агрессии издавались при приближении к гнезду других взрослых кошек. Последовательность издаваемых сигна-

лов, сопровождающих реакцию защиты детенышей, была сходной у пяти подопытных самок. Угрожающее поведение начиналось с двигательной реакции, проявляющейся в прижимании ушей, повороте головы в сторону особи, вторгшейся в пределы гнездовой территории. Двигательная реакция сопровождалась шипением (рис. 39, *1*). В случае дальнейшего приближения к котятам шипение сменялось рычанием, переходящим в вой, или воем (рис. 39, *2*). Если дистанция сближения сокращалась до 10—15 см, кошка-мать совершала нападение на чужака, издавая при этом громкий отрывистый звук, сходный по звучанию звуку «вяк» (рис. 39, *3*).

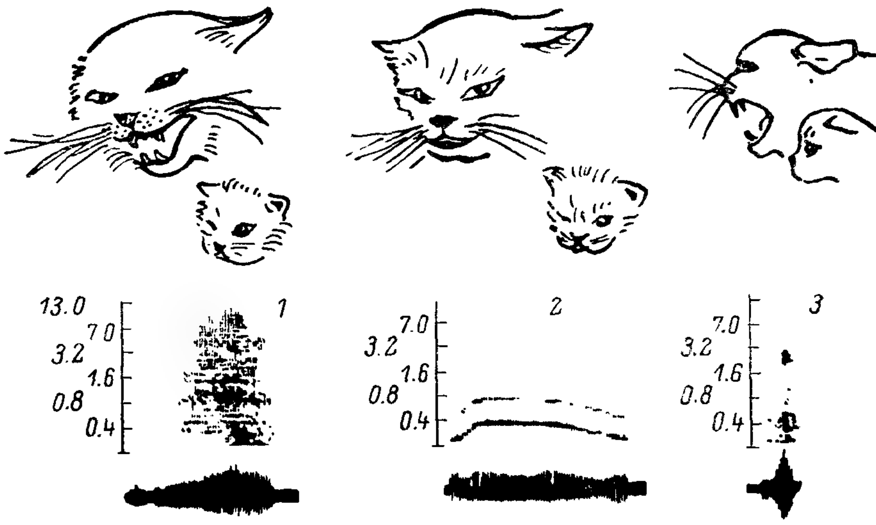


Рис. 39. Мимические реакции и спектрограммы вокализаций самки, защищающей детеныша.

1 — шипение, *2* — вой, *3* — сигнал нападения.

Реакция лактирующей самки на подаваемые с магнитофона сигналы слепых котят угасала в течение одного опыта после 5—8 предъявлений и неизменно восстанавливалась на следующий день. Реакция на включение магнитофонной записи не угасала, если кошка находила в непосредственной близости от динамика котенка и переносила его в гнездо. У самца, котят старших возрастных групп, а также нелактирующих самок реакция материнского беспокойства в ответ на изолированное предъявление сигналов непрозревших котят не возникала. Для большинства сигналов котят этой возрастной группы характерно сходство спектральных характеристик. Возможно, эти сигналы не содержат специфических информативных признаков, связанных с определенными потребностями животного, выражая лишь состояние дискомфорта. Для самки такие однотипные сигналы, издаваемые котятами, находящимися вне гнезда, непрерывно в неизменном ритме, могут служить ориентиром их местонахождения. Сходная аку-

стическая сигнализация имеется у детенышей других млекопитающих, а также у птенцов многих видов птиц (Lorenz, 1935). Близкие по структуре сигналы издавались котятами в следующем переходном периоде лишь в стрессорных ситуациях. В основном же структура сигналов котят в переходном периоде развития (от 7—9 дней до 1 мес жизни) подвергается значительным перестройкам. Для этих сигналов характерна значительная вариабельность спектральных компонентов, заканчивающаяся в разной степени выраженности их частотных составляющих (рис. 38, *III*, *б*). В стрессорных ситуациях котята издавали сигналы, близкие по структуре к сигналам новорожденных животных. Такие сигналы неизменно вызывали реакцию материнского ухаживания у самок. Наряду с сигналами, характерными для первого возрастного периода, появляются крики, в спектре которых намечается расширение нижней полосы, главным образом в сторону низких частот до 1.3 кГц (рис. 38, *II*, *б*). Спустя 15—20 дней с момента открывания глаз, примерно на 4-й неделе постнатального развития, происходило вторичное сужение спектральных полос, появление в них формантных частот около 1.6 и 3.2 кГц, исчезновение в первой полосе частот выше 1.8—2.0 кГц, а во второй полосе частот выше 3.6 кГц. Исчезают и другие высокочастотные компоненты (рис. 38, *II*, *в*, *III*, *в*, *IV*, *в*). Начиная с 4-й недели постнатального развития, когда в основном завершается стадия интенсивного развития сенсорных систем и моторного аппарата, такие сигналы полностью исчезают из вокального репертуара котят. Взамен писка с наиболее выраженной частотой 2 кГц, отчетливыми высокочастотными и ультразвуковыми составляющими котята начинают издавать сигналы, содержащие спектральные полосы с формантными частотами 1.6 и 3.2 кГц, характерными для криков взрослых кошек (рис. 37). И если крики непрозревшего котенка, независимо от того, издавались ли они котенком или воспроизводились с магнитофона, неизменно вызывали активную реакцию матери, направленную на розыск котенка и перенос его в гнездо, то изменившиеся по структуре сигналы котят старших возрастных групп никогда не вызывали материнского беспокойства. Характерной особенностью поведения кошек было возникновение реакции материнского ухаживания в ответ на воспроизведение с магнитофона сигналов слепых котят только у лактирующих самок, в то время как для инициации соответствующих форм поведения у других кошек было необходимо комплексное раздражение. Эти наблюдения позволяют предположить, что в определенных условиях одиночные коммуникационные сигналы у млекопитающих, так же как и у относительно низкоорганизованных беспозвоночных и позвоночных животных, могут приобретать характер ключевых раздражителей. Таким условием у кошек может быть возникновение естественной доминанты (Ухтомский, 1966а, 1966б), проявляющейся во время лактации, способствующей приданию сигнальной значимости отдельным компонентам коммуникационных комплексов.

У двух самок, выращенных в изоляции, становление материнского поведения значительно отличалось от соответствующих процессов у опытных самок, имевших котят до начала опытов. В одном случае самка не смогла сразу освободить от околоплодных оболочек родившегося в них котенка. Обе самки неактивно вылизывали котят, создавалось впечатление, что они не реагируют на писки пытающихся ползать котят и у них не возникает по-

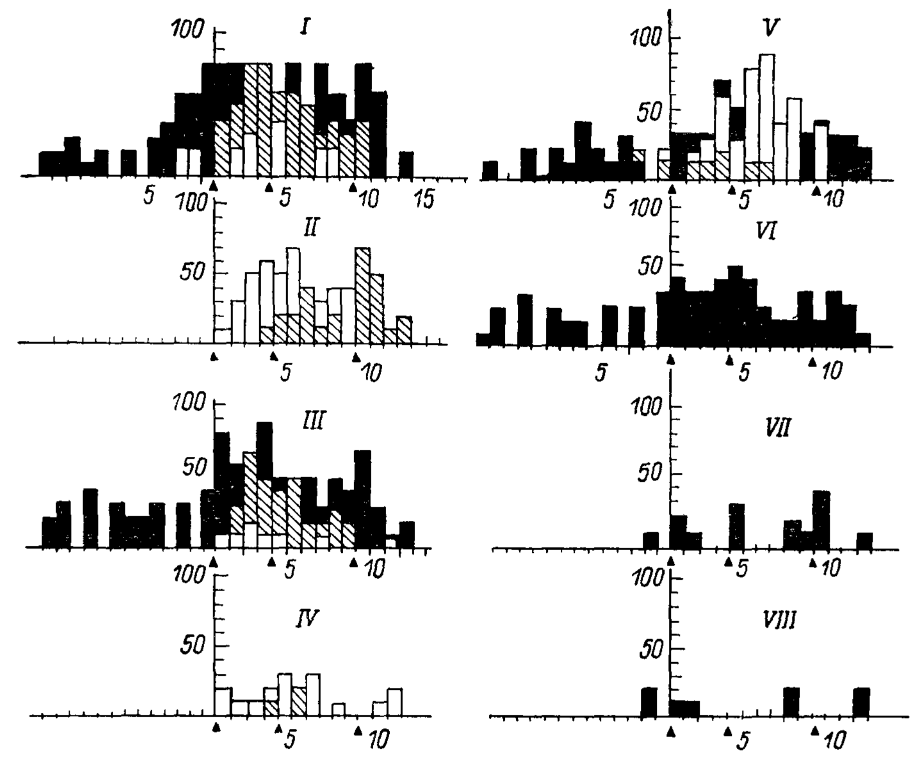


Рис. 40. Поведенческие реакции кошек, имевших (*I*, *II*, *V*, *VII*) и не имевших ранее котят (*III*, *IV*, *VI*, *VIII*).

Стрелками слева направо обозначены соответственно моменты родов, открывания глаз у котят, отнятия котят от матери. *Темные столбики* — уровень (в %) ориентировочных, *заштрихованные* — голосовых, *светлые* — поисковых реакций самок. *По оси абсцисс* — номера опытов, проводимых через день.

требность собрать их вместе. Одна из самок при этом сидела и наблюдала за котятами, другая лежала в гнезде отдельно от котят, и ни одна из них не приняла характерную позу «огораживания» до вмешательства экспериментаторов и начала кормление котят. Наши наблюдения и литературные данные свидетельствуют о том, что свободноживущие кошки или кошки, выращиваемые совместно с другими кошками, более адекватно реагируют на котят, впервые появившихся у них. Есть сведения, что молодые самки держатся с матерью очень долго, даже становясь сами матерями.

Между ними не возникает конфликтных ситуаций, они могут принимать участие в выращивании котят других пометов (Ewer, 1961). Кроме того, молодые самки, не имевшие еще котят, присутствуя во время родов, наблюдают за родами и поедают послед вместе с опытной самкой (Baerends-von-Roon, Baerends, 1979).

Первое успешное кормление котят в значительной степени изменило поведение неопытных самок. Они начали активно реагировать на крики детенышей, находить их и переносить в гнездо. В дальнейшем поведение этих самок мало отличалось от поведения других подопытных кошек в сходных ситуациях.

Одновременно с наблюдением за развитием материнского поведения проводилось предъявление записанных на магнитную ленту вокализаций, издаваемых котятами разных возрастов и взрослыми животными в различных поведенческих ситуациях. Опыты проводились через 2—3 дня, чтобы исключить возможность привыкания у кошек. Сигналы подавались беременным и лактирующим (начиная с 3-го дня после родов) самкам. На рис. 40 представлен уровень в процентах ориентировочных реакций (*темные столбики*), голосовых реакций (*заштрихованные столбики*) и подходов к источнику звука (*светлые столбики*), проявляемых самками в ответ на предъявление им различных сигналов с магнитофона. Ориентировочные реакции на писки новорожденных (рис. 40, *I*, *III*), а также на сигналы подчинения субдоминантного самца (рис. 40, *V*, *VI*), имеющие сходные с криками непрозревших котят высокочастотные спектральные составляющие (Соколова, Куликов, 1982), проявлялись с начала проведения экспериментов, т. е. за 40—45 дней до родов как у опытных, так и у «наивных» самок. Уровень ориентировочных реакций у опытных самок резко возрастает к моменту родов (рис. 40, *I*), в то время как у «наивных» самок он сохраняется невысоким (около 30 %) (рис. 40, *III*). На другие сигналы взрослых кошек, как, например, угрожающий вой самца (рис. 40, *VII*, *VIII*), и те и другие самки практически не реагировали до родов, а после родов эти реакции проявлялись крайне редко и незакономерно.

Вместе с повышением уровня ориентировочных реакций опытные самки за 7—9 дней до родов начинают подходить к магнитофону в ответ на предъявление им писков непрозревших котят, совершая типичные поисковые движения (рис. 40, *I*). У самок, не имевших ранее котят, такие поисковые движения отсутствуют и до и после родов до момента первого кормления детенышей. Эти данные могут свидетельствовать об импринтировании некоторых элементов материнского поведения у кошек в момент первого кормления котят. Следует отметить, что опытные самки и в дальнейшем более активно реагируют на писки котят (рис. 40, *I*, *II*), чем «наивные» (рис. 40, *III*, *IV*). При этом, если котята находятся в гнезде вместе с самкой (рис. 40, *I*, *III*), кошка реже подходит к магнитофону и чаще издает призывные сигналы. Если же котят вынимали из гнезда, более активным было поисковое поведение, особенно до момента прозревания котят (рис. 40, *II*, *IV*).

Формирование поведенческих адаптаций путем интеграции врожденных и приобретенных форм поведения происходит в течение всей жизни организма. Отношение организма к условиям внешней среды, реакции его на внешние воздействия претерпевают в ходе онтогенеза существенные изменения. Наиболее далеко идущие морфофункциональные адаптивные перестройки совершаются на ранних стадиях развития функциональных систем, независимо от возраста организма, а приуроченно к начальным этапам реализации функции. В случае пищедобывательного поведения — это младенческий возраст, для материнского поведения — зрелый возраст, в котором у животного уже сформирован необходимый для поддержания собственного существования набор биологических адаптаций.

Так же как собственное рождение, первое рождение детенышей является поворотным пунктом, где весь процесс дальнейшего развития поведения получает новое направление. В этих условиях продолжается созревание врожденных элементов и их слияние с приобретаемым индивидуальным опытом. Процессы, совершающиеся в ходе онтогенеза, во многом обнаруживают те же закономерности, что и процессы филогенеза (Фабри, 1976). Первыми реакциями, проявляющимися на начальном этапе становления функции, являются таксисы, определенные Лоренцом (Lorenz, 1939) как норма реакции на внешние раздражители. Таксисы являются врожденными, генетически фиксированными реакциями, проявляющимися в ответ на ключевые раздражители, которые и определяют вектор протекания реакции. И поскольку первые ориентировочные реакции организма складываются в его ближайшем окружении, в первые моменты жизни знакомство с миром осуществляется благодаря контактной рецепции (Ухтомский, 1954), что свойственно и животным, находящимся на низких уровнях эволюционного развития. Они являются постоянными компонентами сложных форм поведения взрослого организма, вступая в тесные сочетания с индивидуальным опытом животного. Это взаимодействие осуществляется уже на начальных этапах развития функции, часто, как уже отмечалось, путем импринтирования. Другим врожденным компонентом поведения являются безусловные рефлексы, обеспечивающие элементарный сенсомоторный уровень развития поведения, способствующие подготовке висцеральных органов и скелетной мускулатуры к осуществлению определенных функций. Безусловнорефлекторные действия, так же как и таксисы, не нуждаются в упражнении для своего созревания. Наличием таких врожденных компонентов поведения обеспечивается предварительная готовность к контакту с наиболее значимыми для выживания особи элементами внешней среды, «врожденное узнавание» (Фабри, 1976) этих раздражителей. К такому типу поведения относятся действия новорожденного кенгуренка, перебирающегося в сумку матери вследствие положительного термо- и отрицательного гидротаксиса. К таким реакциям можно отнести положительный термотаксис новорожденных котят, перегрыза-

ние пуповины и поедание плаценты у самок кошек и других млекопитающих. На начальных этапах формирования поведенческих адаптаций проявляется ряд стереотипных двигательных актов. Такие фиксированные движения могут появляться как у детенышей (например, хватательный рефлекс у приматов), так и у взрослых особей при ритуализированных демонстрациях в брачном поведении или уходе за потомством (поза огораживания и вылизывание детенышей у самок кошек). Выполнение этих движений автоматизировано и не зависит от индивидуального опыта, но в ходе онтогенеза происходит уточнение, дифференцировка «узнавания» тех раздражителей, которые будут в дальнейшем запускать сложные инстинктивные действия. Совершенствование взаимосвязи стимула и реакции происходит путем облигатного и факультативного обучения (Tembrock, 1964). Характерной особенностью облигатного обучения является его приуроченность к определенным сенсибильным (критическим) периодам онтогенеза. Ни до, ни после этих периодов облигатное научение невозможно. Эти периоды приурочены к самым начальным этапам формирования функции и, как правило, являются непродолжительными. Облигатное обучение осуществляется путем импринтинга и играет большую роль в становлении многих форм поведения. Так, на разных этапах формирования пищевого поведения детеныши связывают отличительные признаки пищевых объектов (запах шерсти матери, вкус пищи) с процессом кормления. Формируются также пищедобывательные приемы. Детеныши хищных млекопитающих обладают врожденной способностью выполнять движения, необходимые для умерщвления добычи, но каждый детеныш путем длительной тренировки в игровом периоде приобретает единственно возможный способ нанесения укуса, мгновенно убивающего добычу, и после достижения успеха этот способ необратимо запечатлевается на всю жизнь. Игровой период и является критическим (чувствительным) для развития нормальных охотничьих способностей. Объектами запечатления являются родительские особи, братья и сестры, половые партнеры. Возможно запечатление внешних признаков постоянных врагов. В некоторых случаях объектом запечатления становится человек (Lorenz, 1935, 1965, 1971; Баскин, 1967). Возможно и запечатление образа детеныша родительскими особями, которое происходит в течение первых 2—3 ч после родов и может основываться на запаховых, акустических и других признаках детеныша. И. С. Бериташвили (1965) отметил, что и у взрослых животных при осуществлении таких жизненно важных форм поведения, как пищедобывание, образы воспринятых объектов создаются сразу же, при первом восприятии. Эти образы удерживаются длительное время. Они репродуцируются каждый раз при повторном воздействии данного объекта либо части его или той среды, где этот объект находился в момент восприятия.

По мнению многих авторов, необходимым условием осуществления импринтинга является сильное возбуждение животного

(Leyhauesen, 1973a; Hinde, 1975; Baerends-van-Roon, Baerends, 1979). Этот взгляд на природу импринтинга чрезвычайно близок представлению А. А. Ухтомского о доминанте, высказанному им в 1923 г. (Ухтомский, 1966а, 1966б). Явление доминанты, как известно, состоит в том, что под влиянием внутренних (гормональных) и внешних воздействий в нервной системе создается «центр» повышенной возбудимости. А. А. Ухтомский (1966а) подчеркивал, что особым свойством доминанты является ее инерция, которая состоит в том, что, однажды возникнув, доминанта может возобновляться, как только возобновится, хотя бы частично, раздражитель, ставший для нее адекватным. Далее А. А. Ухтомский отмечает, что «однажды пережитый в гормональном порядке инстинктивный акт может быть потом воспроизведен со значительной полнотой уже без гормональных влияний, чисто рефлекторным путем, лишь только возобновится, хотя и частично, прежняя обстановка во внешней среде» (Ухтомский, 1966а, с. 28). Именно такое восстановление реакций наблюдается при осуществлении многочисленных ритуализованных демонстраций у животных и других поведенческих реакций, импринтированных на разных стадиях развития. Доминанта, по-видимому, является внутренним, мозговым механизмом запечатления. Возникновение состояния доминанты и характеризует особенности протекания критического (чувствительного) периода становления той или иной функции. Возникновение доминанты в разные возрастные периоды — у детенышей в состоянии пищевого возбуждения, у взрослых особей при первом половом возбуждении или возбуждении в связи с первыми родами и началом лактации — делает возможным осуществление импринтинга на разных стадиях постнатального развития.

Формирование видового стереотипа поведения может происходить и путем подражания (имитации). Молодые животные путем подражания учатся выполнять некоторые жизненно необходимые действия обычного поведенческого «репертуара» своего вида. Л. А. Орбели (1949) считал такое имитационное поведение «главным охранителем вида», так как, например, при нападении хищника на одного из членов сообщества «зрители» вырабатывают рефлекторные защитные акты и могут в будущем избежать опасности без непосредственного контакта с нападающим. Имитационные рефлексы являются также важным элементом распознавания пищевых объектов, охотничьего и родительского поведения.

Имитация может осуществляться и в процессе факультативного обучения, модифицирующего поведение в соответствии со случайными, преходящими факторами внешней среды. Сюда относятся, например, случаи имитирования обезьянами действий человека при невидотипичном имитационном манипулировании. Другим проявлением факультативного имитационного научения можно считать приобретение сложных инструментальных, например пищедобывательных или оборонительных, рефлексов путем подражания. При этом у животного-зрителя вырабатывается

определенный навык в результате одного лишь созерцания действий другой особи, направленных на решение задачи. Следует отметить, что для образования имитационных рефлексов необходим определенный уровень развития нервной системы, сенсорных систем и моторики. У детенышей млекопитающих первые случаи образования имитационных рефлексов были зарегистрированы в игровом периоде.

Одним из средств приспособления позднего онтогенеза у незрелорождающихся животных является образование условных рефлексов на естественные (натуральные) и искусственные раздражители. Условные рефлексы начинают играть существенную роль в формировании индивидуальных поведенческих адаптаций с момента освоения животным окружающего пространства, т. е. в игровом периоде. У зрелорождающихся животных условные рефлексы могут образовываться тотчас же после рождения и быстро упрочиваются (Волохов, 1970). М. Е. Лобашев (Лобашев, 1959, 1961; Лобашев и др., 1959), подчеркивая роль условного рефлекса в процессе активной адаптации, обращал особое внимание на возможность приобретения животными в онтогенезе способности выбирать оптимальные условия существования на основании оценки сигналов внешней среды; на основании превентивной сигнализации готовить адекватным образом функциональные системы организма к грядущим воздействиям; обеспечивать функциональную преемственность между поколениями — родителями и потомством, членами сообщества. Важно в этом плане, что достижение половозрелости у высокоразвитых животных наступает уже при наличии определенного комплекса приспособительных реакций, что обеспечивает возможность передавать новому поколению приобретенный опыт от родительских форм. Явление передачи адаптивных реакций следующему поколению через механизм условных рефлексов М. Е. Лобашев (1961) назвал сигнальной наследственностью. Сигнальная наследственность намного опережает генеративную, увеличивая размах нормы реакции онтогенетических функциональных адаптаций.

Основной особенностью формирования моделей поведения, присущих взрослым особям, является уменьшение роли отдельного внешнего или внутреннего стимула в определении поведенческой реакции в каждый момент времени. Различные формы поведения у взрослых животных оказываются объединенными во временные группы, контролируемые общими причинно-следственными отношениями. Такие формы поведенческих адаптаций с использованием элементов вероятностного прогнозирования свойственны главным образом высшим позвоночным, обладающим высокоразвитыми интегративными центрами мозга.

Разработка проблемы формирования поведенческих приспособительных реакций ведется представителями различных школ и направлений. Намечающиеся в настоящее время попытки достичь взаимопонимания и единой точки зрения в отношении механизмов поведения несомненно будут способствовать раскрытию сути этого сложного явления.

ЛИТЕРАТУРА

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 547 с.

Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем. — В кн.: Принципы системной организации функций. М., 1973, с. 5—61.

Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980. 197 с.

Баскин Л. М. Образцы стадного поведения домашних северных оленей и их адаптивное значение. — В кн.: Исследование адаптивного поведения и высшей нервной деятельности. Новосибирск, 1967, с. 11—13.

Баскин Л. М. Поведение копытных животных. М., 1976. 295 с.

Батуев А. С., Куликов Г. А., Васильева Л. А., Соколова Н. Н., Клименко В. Ю. Ключевые сигналы, гетеросенсорное взаимодействие и поведение. — В кн.: Сенсорные системы. Сенсорное взаимодействие. Протезирование. Л., 1983, с. 36—58.

Бериташвили И. С. Характеристика и происхождение среднего члена психического рефлекса по И. М. Сеченову и его современное понимание. — В кн.: Рефлексы головного мозга: Тр. Междунар. конф. М., 1965, с. 251—259.

Бобрецкий Н. Основания зоологии. Киев, 1891. 508 с.

Бобринский Н. А. Дикие кошки СССР. М.; Л., 1932. 44 с.

Богомолова Е. М. О значении обонятельных сигналов в системной организации поведения новорожденных котят. — В кн.: Структурно-функциональные закономерности системогенеза. М., 1976, с. 67—70.

Богомолова Е. М. О смене ведущей афферентации в жизнедеятельности развивающегося котенка. — В кн.: Тез. докл. 7-го Науч. совещания по эволюц. физиол., посвящ. памяти акад. Л. А. Орбели. Л., 1978, с. 34.

Быков К. М., Слоним А. Д. Исследование сложнорефлекторной деятельности животных и человека в естественных условиях. М.; Л., 1960. 203 с.

Вагнер В. Л. Курс биологии животных. Ч. II. Сравнительная психология. СПб., 1912. 428 с.

Вагнер В. Л. Биопсихология и смежные науки. Пг., 1923. 71 с.

Волохов А. А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности. М., 1951. 312 с.

Волохов А. А. Онтогенетическая эволюция условнорефлекторной деятельности животных. — В кн.: Физиология высшей нервной деятельности. Ч. I. М., 1970, с. 507—539 (Руководство по физиологии).

Дьячкова Г. И. Особенности созревания сенсорных механизмов пищедобывательного поведения в постнатальном онтогенезе: Автореф. дис. . . . канд. мед. наук. М., 1976. 25 с.

Ильичев В. Д. (ред.). Биоакустика. М., 1975. 255 с.

Кашкаров Д. Н., Стачинский В. В. Курс зоологии позвоночных животных. М.; Л., 1940. 1026 с.

Куликов Г. А., Каменская В. Г., Соколова Н. Н., Васильева Л. А. Проблема сенсомоторной интеграции и определение биологической значимости акустических стимулов. — В кн.: Нервная система. Л., 1982, с. 13—29.

Крушинский Л. В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960. 264 с.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности (эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения). М., 1977. 271 с.

Ладыгина-Котс Н. Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян (шимпанзе). М., 1959. 400 с.

Лобашев М. Е. Биология условного рефлекса. — Труды Института физиологии им. И. П. Павлова. М.; Л., 1959, т. 8, с. 133—141.

Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность. Исследования по генетике. Сборник I. Л., 1961, с. 3—11.

Лобашев М. Е., Савватеев В. Б., Маршин В. Г. Адаптация к безусловному раздражителю в процессе образования условного рефлекса. — ДАН СССР, 1959, т. 126, с. 1385—1388.

Лущекин В. С. Роль видоспецифических акустических сигналов в хоминговой ориентации интактного и обонятельно депревированного котенка. — Журн. высш. нерв. деят., 1981, т. 31, с. 1171—1178.

Лущекин В. С. Влияние зрительной и обонятельной деприваций на акустически направляемую хоминговую ориентацию котенка. — Журн. высш. нерв. деят., 1982, т. 32, с. 553—555.

Лущекин В. С., Шулейкина К. В. Соотношение типов сенсорного ориентирования в поведении котенка. — В кн.: Новые исследования по возрастной физиологии. М., 1982, № 2/19, с. 13—17.

Мальцев В. П. Акустическая коммуникация у обезьян капуцинов и белых крыс: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1975. 21 с.

Наумов Н. П., Карташев Н. Н. Зоология позвоночных. М., 1979, ч. 2. 272 с.

Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л., 1956. 294 с.

Новиков Г. А., Айрапетьянц А. Э., Пукинский Ю. Б. Звери Ленинградской области. Л., 1970. 360 с.

Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949. 788 с.

Орбели Л. А. Очередные вопросы высшей нервной деятельности. — Избранные труды. М.; Л., 1964, т. 3, с. 284—297.

Павлов И. П. (1923). Двадцатилетний опыт объективиого изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951, т. 3. 438 с.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань, 1960. 468 с.

Слоним А. Д. Инстинкт. Загадки врожденного поведения организмов. Л., 1967. 160 с.

Слоним А. Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л., 1976. 211 с.

Слоним А. Д., Уждавини Э. Р., Файзиев С. М. Об особенностях развития безусловных и натуральных условных рефлексов в раннем онтогенезе. — В кн.: Мат. 2-й науч. конф. по вопросам возрастной морфологии и физиологии. М., 1955, с. 113.

Соколова Н. Н. Спектральный анализ акустических сигналов котят разного возраста. — Вестн. ЛГУ, 1979, № 9, с. 70—79.

Соколова Н. Н. Влияние коммуникационных сигналов на формирование поведения. — В кн.: Биологические анализаторы и поведение. Л., 1984, с. 114—124.

Соколова Н. Н., Куликов Г. А. Акустические сигналы домашней кошки (*Felis catus* L.). — Вестн. ЛГУ, 1982, № 15, с. 67—81.

Соколова Н. Н., Лиханова О. З. Влияние видоспецифических вокализаций на формирование поведения кошек. — В кн.: Тез. докл. XXVII Совещан. по высш. нерв. деят. Л., 1984, с. 164—165.

Уждавини Э. Р., Шепелева В. К. Очерки развития врожденного поведения. Л., 1966. 120 с.

Ухтомский А. А. Очерк физиологии нервной системы. Отд. 2. Центральная нервная система. Рецепция контактная и рецепция на расстоянии. — Собр. соч., 1954, т. 4, с. 84—91.

Ухтомский А. А. Инстинкт и доминанта. — В кн.: Доминанта. М.; Л., 1966а, с. 27—29.

Ухтомский А. А. Доминанта как фактор поведения. — В кн.: Доминанта. М.; Л., 1966б, с. 73—94.

Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М., 1976. 287 с.

Фирсов Л. А., Плотников В. Ю. Голосовое поведение антропоидов. Л., 1981. 72 с.

Шулейкина К. В. Системная организация пищевого поведения. М., 1971. 280 с.

Adamec R. E., Stark-Adamec C., Linvingston K. E. Development of predatory agression and defence in the domestic cat (*Felis catus*). I. Effects of early

experience on adult patterns of agression and defence. — J. Behav. and Neur. Biol., 1980a, vol. 30, p. 389—409.
Adamec R. E., Stark-Adamec C., Livingston K. E. Development of predatory agression and defence in the domestic cat (*Felis catus*). II. Development of agression and defence in the first 164 days of life. — J. Behav. and Neur. Biol., 1980b, vol. 30, p. 410—434.
Adamec R. E., Stark-Adamec C., Linvingston K. E. The development of predatory agression and defence in the domestic cat (*Felis catus*). III. Effects on development of hunger between 180 and 365 days of age. — Behav. and Neur. Biol., 1980c, vol. 30, p. 435—447.
Aitkin L., Reynolds A. Development of binaural responses in the kitten inferior colliculus. — Neurosci. Lett., 1975, vol. 1, p. 315.
Baerends-van-Roon J. M., Baerends G. P. Morphogenesis of the behavior of the domestic cat with a special emphasis on the development of prey-catching. Amsterdam; Oxford; New York, 1979. 116 p.
Barrett P., Bateson P. Development of play in cats. — Behaviour, 1978, vol. 66, p. 106—120.
Beach F. A. The descent of instinct. — Psychol. Rev., 1955, vol. 62, p. 401—410.
Berry C. S. An experimental study of imitation in cats. — J. Comp. Neurol. Physiol., 1908, N 18, p. 1—12.
Blass E. U., Teicher M. N., Cramer C. P., Bruno Y. P., Hall W. Y. Olfactory, thermal and tactile controls of sucking in rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1977, vol. 91, p. 1248—1260.
Brown K. A., Buchwald J. S., Johnston Y. E., Mikolich D. J. Vocalization in the cat and kitten. — Dev. Psychobiol., 1978, vol. 11, p. 559—570.
(*Chauvin R.*) *Шовен Р.* Поведение животных. М., 1972. 488 с.
Egan P. Y. Factors influencing object-play in young domestic cats. Cambridge, 1972. 116 p.
Egan P. Y. Object-play in cats. — In: Play / Ed. J. S. Brunner, A. Jolly, K. Sylva. 1976, New York, p. 216—237.
Ehret G., Romand R. Postnatal development of absolute auditory thresholds in kittens. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1981, vol. 95, p. 304—311.
Ewer R. F. Further observation on suckling behaviour in kittens together with some general considerations of the interpretations of innate and acquired responses. — Behaviour, 1961, vol. 17, p. 247—261.
Freeman N. C., Rosenblatt Y. S. The interraltionship between thermal and olfactory stimulation in the development of home orientation in newborn kittens. — Dev. Psychobiol., 1978, vol. 11, p. 437—457.
Gootlieb G. Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. — In: The biopsychology of the development. New York, 1971, p. 67—129.
Harlow H. F., Zimmermann R. R. Affectional responses in the infant monkeys. — Science, 1959, vol. 130, p. 421—432.
Härtel R. Zur Struktur und Funktion akustischer Signale im Pflegesystem der Hauskatze (*Felis catus* L.). — Biol. Zbl., 1975, Bd 94, S. 187—204.
Häskins R. Effects of kitten vocalization on maternal behaviour. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1977, vol. 91, p. 830—838.
Hebb D. O. Heredity and environment in mammalian behaviour. — Brit. J. Anim. Behav., 1953, vol. 1, p. 43—47.
(*Hinde R. A.*) *Хайнд Р. А.* Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975. 855 с.
(*Huxley J., Koch L.*) *Хаксли Д., Кох Л.* Язык животных. М., 1968. 38 с.
Jeddi E. Confort du contact et thermoregulation comportementale. — Physiol. and Behav., 1970, vol. 3, p. 1487—1493.
Kovach J. K. Effects of autonomic drugs on imprinting. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1953, vol. 57, p. 183—187.
Kovach J. K., Fabricius E., Fält L. Relationships between imprinting and perceptual learning. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1966, vol. 61, p. 449—454.
Kuo Z. J. The genesis of the cat's response to the rat. — J. Comp, and Physiol. Psychol., 1930, vol. 11, p. 1—35.

Kuo Z. Y. Further study on the behavior of the cat towards the rat. — J. Comp. and Physiol., 1938, vol. 25, p. 1—8.
Lehrman D. S. A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour. — Quart. Rev. Biol., 1953, vol. 28, p. 337—363.
Leyhausen P. Das Verhalten der Katzen (Felidae). — Hb. Zool., 1956, Bd 7, N 10, S. 1—34.
Leyhausen P. Ueber die Funktion der relativen Stimmungshierarchie (Dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtiered). — Z. Tierpsychol., 1965, Bd 22, S. 412—494.
Leyhausen P. The biology of expression and impression. — In: Motivation of human and animal behavior. An ethological view. New York, 1973a, p. 272—380.
Leyhausen P. The relationship between drive and will in its significance to educational theory. — In: Motivation of human and animal behavior. An ethological view. New York, 1973b, p. 37—58.
Lorenz K. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. — J. Ornithol., 1935, Bd 83, S. 137—231, 289—413.
Lorenz K. Vergleichende Verhaltensforschung. — Zool. Anz. Suppl., 1939, Bd 12, S. 69—102.
Lorenz K. Evolution of behaviour. — Sci. Amer., 1958, vol. 199, p. 67—78.
(*Lorenz K.*) *Лоренц К.* Человек находит друга. М., 1971. 168 с.
Lorenz K. The comparative study of behavior. — In: Motivation of human and animal behavior. An ethological view. New York, 1973, p. 1—31.
Mair I. W., Elverland H. H., Laukli E. Development of early auditory-evoked responses in the cat. — Audiology, 1978, vol. 17, p. 469.
Marler P. Avian and primate communication : the problem of natural categories. — Neurosci. and Biobehav. Rev., 1982, vol. 6, p. 87—94.
Moelk M. Vocalization in the house cat : a functional phonetic study. — Amer. J. Psychol., 1944, vol. 57, p. 184—205.
Moore D. R., Irvine D. R. Development of auditory nerve action potentials and inferior colliculus unit responses in the neonatal cat. — Proc. Austral. Physiol. and Pharmacol. Soc., 1978, vol. 9, p. 174.
Olmstead Ch., Villablanca J. Development of behavioral audition in the kitten. — Physiol. Behav., 1980, vol. 20, p. 705—712.
Prechtl H. F. R. Augeborene Bewegungsweisen junger Katzen. — Experientia, 1952, Bd 8, S. 201—220.
Romand R., Granier M., Marty R. Development postnatal de l'activite provoquée latérale chez le chat par la stimulation sonor. — J. Physiol. [France], 1973, vol. 66, p. 303—314.
Rosenblatt J. S., Schneirla T. C. The behavior of cats. — In: The behavior of domestic animal / Ed. E. S. E. Hafer. London, 1962, p. 416—439.
Rosenblatt J. S., Turkewitz G., Schneirla T. S. Development of home orientation in newly born kittens. — Trans. New York Acad. Sci., Sre. 2, 1969, vol. 31, p. 231—250.
Schneirla T. C. A consideration of some conceptual trends in comparative psychology. — Psychol. Bull., 1952, vol. 49, p. 559—597.
Schneirla T. C., Rosenblatt J. S. «Critical periods» in the development of behavior. — Science, 1963, vol. 139, p. 1110—1115.
Schneirla T. C., Rosenblatt J. S., Tobach E. Maternal behavior in the cat. In: Maternal behavior in mammals / Ed. H. Rheingold. New York, 1963, p. 122—168.
Scott J. P., Marston M. V. Critical periods affecting the development of normal and adjustive social behaviour of puppies. — J. Genet. Psychol., 1950, vol. 77, p. 25—60.
Snowdown C. T. Ethology, comparative psychology and animal behavior. — Ann. Rev. Psychol., 1983, vol. 34, p. 63—94.
Snowdown C. T., Suomi S. J. Maternal behavior in primates. — In: Child nurturance / Ed. H. E. Fitzgerald, J. A. Mullins, P. Gage. New York, 1982, vol. 3, p. 63—108.
Tembrock G. Verhaltensforschung. Jena, 1964. 121 S.

Tembrock G. Biokommunication. Teil 1—2. Berlin, 1971. 129 S.
Thorpe W. H. Ethology and the coding problem in germ cell and brain. — Z. Tierpsychol., 1963, Bd 20, S. 529—551.
Tinbergen N. On aims and methods of ethology. — Z. Tierpsychol., 1963, vol. 20, p. 410—433.
(*Tinbergen N.*) *Тинберген Н.* Поведение животных. М., 1978. 192 с.
West M. Social play in the domestic cat. — Amer. Zool., 1974, vol. 14, p. 427—436.
Wolburg J. Über die Entwicklung der Thermoregulation bei Jungsäugern. — Zool. Anzeiger., 1957, Bd 20, S. 79—85.
Yerkes R., Bloomfield P. Do kittens instinctively kill mice? — Psychol. Bull., 1910, vol. 7, p. 253—263.

Часть II. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОВЕДЕНИЯ

Глава 6

ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ

На основании работ И. М. Сеченова, Л. А. Орбели, Геррика о принципах этапности развития центральной нервной системы и обобщения многолетних экспериментальных данных лаборатории и других авторов А. И. Карамяном была сформулирована концепция о критических этапах развития головного мозга позвоночных. Согласно его мнению, критическим считается такой этап развития центральной нервной системы, когда в результате воздействия внешних и внутренних факторов на организм происходят коренные прогрессивные и регрессивные изменения ее структурной и функциональной организации, обеспечивающие более высокий уровень координационных и интегративных процессов в организмах и их приспособительной деятельности (Карамян, 1980).

При сопоставлении нейрофизиологических, нейроморфологических и поведенческих исследований мозга различных представителей позвоночных, составляющих так называемую столбовую линию эволюции, было выделено 5 критических этапов развития: 1) спинальный — бесчерепные; бульбомезенцефальный — круглоротые; 2) мезэнцефалоцеребеллярный — пластиножаберные рыбы; 3) диэнцефалотелэнцефальный — рептилии; 4) стриокортикальный — низшие млекопитающие (насекомоядные, грызуны); 5) неокортикальный — приматы.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ У БЕСЧЕРЕПНЫХ И КРУГЛОРОТЫХ

Для понимания закономерностей эволюции нервной системы, а именно наиболее раннего этапа формирования головного мозга огромный интерес представляют бесчерепные позвоночные, составляющие важнейший критический этап развития животного

мира. Характерной особенностью структурно-функциональной организации нервной системы бесчерепных (ланцетник, *Amphyoxus lanceolatus*) является отсутствие признаков энцефализации. Нервная трубка состоит из 62—64 сегментов, имеющих практически одинаковое строение. Фоторецепторы (глазки Гессе) расположены по всей нервной трубке, но преимущественно в ростральном и каудальном отделах. Они дают начало афферентным волокнам, составляющим задние корешки и синаптирующим на гигантских клетках Родэ. Их аксоны составляют пучки продольных волокон, идущие к исполнительному аппарату. Последнее время в работах М. С. Константиновой и А. Л. Поленова (1980) приводятся новые гистохимические данные о наличии в ростральных отделах нервной трубки нейросекреторных клеток, напоминающих гипофизарную систему. Кроме того, в нервной системе ланцетника обнаружены катехоламинергические и пептидергические клетки, составляющие единый морфофункциональный комплекс, подобный таковому гипоталамуса позвоночных. Все это свидетельствует о наличии диффузной организации центральной нервной системы бесчерепных. Что же касается поведенческих актов, возможных у таких примитивных животных, то Б. Ф. Сергееву (1967) удалось выработать двигательные условные реакции при сочетании слабого светового условного раздражителя (свет — 90 лк) с безусловным подкреплением более сильным световым сигналом (120 лк). Аналогичные условные реакции вырабатывались при применении слабого тактильного раздражения щетинкой или слабым электрическим током (3—5 В) при сочетании с безусловным подкреплением той же модальности, но большей силы: сильное тактильное раздражение, сильный электрический ток (10—12 В). При этом возникала активная двигательная избегательная реакция. Временные связи образовывались после 28—35 сочетаний перечисленных условных раздражений, но сохранялись только в течение 10 ч, угасая на вторые сутки, хотя в 45 % случаев для их восстановления требовалось меньшее количество сочетаний. Оказалось, что временные связи образуются практически одинаково в разных частях ЦНС. Так, было показано, что после разобщения нервной трубки при сохранении 8—10 сегментов в изолированных частях образуются принципиально такие же временные связи, как у интактных ланцетников. Эти данные согласуются с морфологическими исследованиями, показавшими, что «зрительные нейроны» расположены преимущественно в области головных и хвостовых сегментов нервной трубки (Заварзин, 1950). Условные реакции ланцетника по своему характеру отличаются от условных рефлексов высших позвоночных. Однако их можно квалифицировать как временные связи, поскольку они образуются при сочетании условного и безусловного раздражителей. Условные реакции у ланцетника нестабильны, обладают незначительной ретенционной способностью, не превышающей 10 ч, в связи с этим каждый день их приходилось вырабатывать заново. Они формируются только при применении подпороговых по силе

раздражителей той же модальности, вызывая двигательную оборонительную реакцию. Единственным видом внутреннего торможения является угасательное. Локальная двигательная реакция зарывания в песок не вырабатывалась, тогда как общедвигательные реакции образовывались при интервале между сочетаниями 15—30 с. Все это позволяет считать, что формирование условных реакций у ланцетника не происходит по принципу замыкания временных связей между двумя центрами, а в данном случае протекает по типу повышения возбудимости по отношению к условному раздражителю, т. е. очевидно сходство с суммационными рефлексами. Следовательно, на самых ранних стадиях развития в ЦНС бесчерепных полностью отсутствуют признаки структурной и функциональной специализации. На этом критическом этапе развития позвоночных не представляется возможным четкое разделение условных и безусловнорефлекторных актов. На основании изложенного выше можно полагать, что у бесчерепных (ланцетника) ЦНС функционирует по типу эквипотенциональности всех ее частей и в условиях такой диффузной организации мозга в них могут быть выработаны лишь условные реакции типа суммационных.

У круглоротых (минога, *Petromyzones*) впервые в эволюции позвоночных формируются основные рецепторные системы и в зачаточном состоянии закладываются все подразделения мозга. У них имеются практически все структурные элементы головного мозга, свойственные высокоорганизованным позвоночным. Для всех классов хордовых характерно наличие общего плана конструкции мозга. Он состоит из 4 отделов: конечного, промежуточного, среднего, ромбовидного вместе с мозжечком. Конечный мозг миноги имеет парные полушария и срединную часть. В состав «полушарий» входят обонятельная луковица и обонятельная доля. Значительная часть полушария круглоротых развивается путем инверсии. Характерно наличие примитивной структурной организации паллиума, состоящего из трех частей. На последующих этапах эволюции позвоночных из зачаточных паллиальных формаций конечного мозга развиваются палео,- архи- и неокортекс. Структурная и функциональная организация головного мозга у круглоротых в отличие от бесчерепных претерпевает дальнейшее дифференцирование и формирование новых систем и уровней интеграции, в том числе мезенцефалобульбарного. Для выяснения функционального значения конечного мозга миног, используя стимуляцию различных афферентных систем, изучалось распространение в мозге вызванных потенциалов (ВП) и нейронная активность. Проведенные электрофизиологические и условнорефлекторные исследования позволили пересмотреть прежние нейроморфологические представления относительно представительства только обонятельных функций у конечного мозга низших позвоночных. Удалось также выяснить функциональное значение различных уровней интеграции головного мозга миног. Н. П. Веселкин (1974) изучал организацию афферентного снабжения и нали-

чие необонятельных сенсорных проекций в структурах среднего, промежуточного и конечного мозга у миног. Причем в зонах представительства соматических афферентов продолговатого и среднего мозга большое число нейронов реагировало на соматическую и зрительную стимуляцию (Karamjan et al., 1984). Что же касается поведенческих актов, то в связи с малой двигательной активностью миног в лабораторных условиях их изучение представляет большую сложность. Возможность образования оборонительных условных реакций на свет при безусловном подкреплении индукционным током показала А. В. Бару (1955). Оказалось, что у миног на 3—4 сочетания вырабатывались временные связи, сохранившиеся в течение 1 дня. Они рассматривались как особые примитивные формы условных рефлексов. Изучая функциональное значение мозга миног, автор показала не только возможность образования, но и сохранение временных связей на свет после удаления переднего мозга и зрительных долей среднего мозга. Повторив такие же условия опыта, В. В. Фанарджан (1958) установил, что при сочетании светового раздражителя и безусловного подкрепления электрическим током у миног вырабатывались условные реакции. Аналогичные результаты были получены при использовании в качестве условного раздражителя вибрации. Временные связи возникали сразу после раздражения в начале опыта и угасали в конце его. При усилении интенсивности вибрации они исчезали. Эти примитивные временные связи были отнесены автором к категории суммационных рефлексов. Б. Ф. Сергееву (1967) удалось выработать у миног двигательные оборонительные условные реакции на свет, вибрацию, слабый ток при безусловном подкреплении раздражителей той же модальности, но большей силы: света, вибрации, тока. Временные связи вырабатывались после 3—11 сочетаний, сохранялись в течение 24 ч. В случае их угашения утрачивались после 16—18 сочетаний.

По ряду показателей временные связи миног имеют черты, свойственные условным рефлексам. Они образуются при сочетании условного и безусловного раздражителей. Уменьшение интервала между сочетаниями раздражителей не ускоряло выработку условных реакций, как при суммации, а приводило к их угашению. Восстановление происходило после нескольких подкреплений условного сигнала или самостоятельно. Временные связи у миног характеризуются еще и другими особенностями. Так же как у бесчерепных, они вырабатываются на подпороговые по силе раздражения тех же модальностей, как и безусловные подкрепления, но только большей силы. Причем образование временных связей у круглоротых, как и у бесчерепных, происходит по типу повышения возбудимости на условный раздражитель. У миноги, как и у ланцетника, вырабатывается только угасательное торможение. Все эти показатели свойственны суммационным рефлексам. Следовательно, у круглоротых временные связи имеют некоторое сходство с условными рефлексами, но в то же время сохраняют особенности суммационных рефлексов, как у бесчерепных. В связи с этим вре-

менные связи круглоротых были выделены А. И. Карамяном (1979, 1980) в группу квазиусловных рефлексов, занимающих промежуточное положение между суммационными и истинными рефлексами.

Таким образом, у круглоротых по сравнению с бесчерепными формируются основные структуры мозга и зачаточные корковые формации, но при этом у них сохраняются элементы диффузной организации ЦНС. Электрофизиологическими исследованиями выявлена слабо выраженная специализация сенсорных систем. Наличие примитивных временных связей типа суммационных рефлексов также свидетельствует о диффузности структурно-функциональной организации головного мозга круглоротых.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПЕРЕДНЕГО МОЗГА И УСЛОВНЫХ РЕАКЦИЙ У ПЛАСТИНОЖАБЕРНЫХ РЫБ

Для понимания эволюции мозга позвоночных необходимо рассмотрение вопросов развития переднего мозга и таламотелэнцефальных связей у низших домлекопитающих — пластиножаберных (скатов и акул). Оценка структурно-функциональной организации переднего мозга у пластиножаберных остается сложной проблемой. В морфологической организации мозга у них сохранились сходные черты с круглоротыми. Передний мозг пластиножаберных рыб, как у большинства позвоночных, развивается по инвертированному типу. Конечный мозг акул состоит из парных обонятельных луковиц, парных полушарий и непарной части. Характерно, что у разных представителей скатов и акул передний мозг и мозжечок отличаются по размерам в зависимости от их экологии и уровня развития нервной системы. Так, например, у акул морских псов, имеющих хорошее зрение по сравнению с донными кошачьими акулами, значительно развит передний мозг и тектум (Northcutt, 1977). Важным коррелирующим центром мозга пластиножаберных рыб является тектум. Дорсальный таламус относительно мал. У пластиножаберных рыб по сравнению с круглоротыми имеются определенные эволюционные сдвиги в развитии мозга, поскольку у них возникает мощный мозжечок с межцентральными связями бульбарных, среднемозговых и диэнцефальных отделов. Функциональная организация переднего мозга изучалась в электрофизиологических исследованиях Н. П. Веселкина и Н. Ковачевича (1973). В конечном мозгу было обнаружено наличие необонятельных систем: зрительной соматической, специфической системы электрорецепции (Веселкин, 1974). Следовательно, электрофизиологические и нейроморфологические исследования показали, что у пластиножаберных рыб формируются два надсегментарных аппарата — мозжечок и конечный мозг, которые воспринимают афференты всех модальностей и приобретают важное

значение в интегративной деятельности головного мозга. Изучение особенностей поведения в связи с отсутствием достаточно адекватных методов остается сложной и трудной проблемой. В ранних работах было показано (Бару, 1955; Карамян, 1956), что оборонительные условные рефлексы на звук у черноморских акул вырабатывались через 8—12 сочетаний. У глубоководных шиповатых скатов (*Raja clavata*) оборонительные условные реакции на свет и звонок практически не вырабатывались. У другого вида скатов — хвостокола (*Dasyatis pastinaca*), ведущего подвижный образ жизни, условные реакции на звонок вырабатывались после 3—4 подкреплений. Они были непрочными в течение опыта, не сохранялись на следующий день. В дальнейшем восстанавливались после 2—3 сочетаний условного и безусловного раздражителей. Некоторыми авторами отмечалась трудность выработки условных рефлексов, особенно пищедобывательной реакции у акул (Aronson et al., 1967). Согласно новым данным (Graeber, Ebbesson, 1972), у молодых акул обнаружена способность к дифференцированию черных и белых дисков, горизонтальных и вертикальных черно-белых полос. Последние годы И. В. Малюковой с соавторами (1979) проводилось исследование более сложных поведенческих актов и благодаря использованию адекватных методик с учетом особенностей экологических и врожденных поведенческих актов были получены новые данные. В условиях наших опытов эксперименты проводились на пластиножаберных рыбах: кошачьих акулах (*Scyllium canicula*) и акулах морских псах (*Galleus canis*). Эти два вида акул характеризовались различными особенностями экологического поведения и разным уровнем филогенетического развития. Донные кошачьи акулы ведут малоподвижный образ жизни и обитают группами на большой глубине. Акулы морские псы живут на меньшей глубине в море и ведут активный подвижный образ жизни. У акул вырабатывалась последовательная цепь двигательных пищедобывательных условных реакций на различение света и тьмы. При этом рыбы постоянно находились в неосвещенном бассейне и в этих условиях применялся световой раздражитель. Выявлены различия в характере двигательных поведенческих реакций. У донных акул временные связи вырабатывались медленно. Пищедобывательная реакция появилась на 130-м сочетании, условные реакции на световой сигнал на 72-м сочетании. Они осуществлялись с большим латентным периодом от 80 с при 1 пробе до 25 с при последующих пробах. У акул морских псов условные реакции вырабатывались быстрее. Пищедобывательная реакция появилась на 98-м сочетании (рис. 41), условные реакции на свет — на 56-м сочетании и имели малый латентный период — от 12 до 8 с. На этом основании донные акулы отнесены к более низкоорганизованным представителям по сравнению с акулами морскими псами. Полученные данные подтверждают современную точку зрения, что среди пластиножаберных рыб можно выделить низко- и более высокоорганизованных представителей (Northcutt, 1977). При использовании более сложной задачи аль-

терпативного различения контрастной освещенности двух частей лабиринта, применяя пищевое подкрепление у донных акул и электрооборонительное у скатов, вырабатывались временные связи. После обучения скаты и акулы стали чаще предпочитать выбор черной части лабиринта. Для этого потребовалось применения у акул 700, а у скатов 350 сочетаний. На основании этих работ



Рис. 41. Сложные двигательные условные реакции на различение света и тьмы у пластиножаберных рыб (акул).

Подплывание к месту включения условного светового сигнала и осуществление пищедобывательной реакции — схватывания пищи с пинцета акулой морским псом.

выявлены общие черты, характеризующие в целом нервную деятельность пластиножаберных рыб. Временные связи у них вырабатывались медленно, осуществлялись с большим латентным периодом и отличались недостаточно высоким и постоянным критерием их осуществления. Выработанные условные реакции сохранялись в течение одного дня (Карамян, Малюкова, 1979; Малюкова и др., 1979). Относительно функционального значения конечного мозга пластиножаберных рыб известно ограниченное количество исследований. В ранних работах А. И. Карамяна (1956) показано, что после удаления полушарий переднего мозга у черноморских

акул возникают незначительные изменения моторной активности. Установлено, что после экстирпации тела мозжечка они перестали избегать препятствия, ударяясь о стенки бассейна. По-видимому, эти нарушения у них связаны с функцией органов боковой линии и зрением. Возможность выработки оборонительных условных рефлексов у скатов и акул после экстирпации переднего мозга не менялась. На этом основании авторы (Бару, 1955; Карамян, 1956) полагали, что передний мозг у пластиножаберных рыб не является субстратом условнорефлекторной деятельности. Согласно новым данным (Graeber, Ebbesson, 1972; Graeber et al., 1978), у акул, обученных дифференцировать черные и белые диски, горизонтальные и вертикальные черные и белые полосы, после двустороннего удаления крыши среднего мозга способность к такому различению не страдала. Авторами выдвинуто предположение, что передний мозг акул выполняет важную роль в зрительном различении (Graeber, Ebbesson, 1972). В других опытах показано, что удаление передней части конечного мозга не влияло на выработку и сохранение условных реакций на различение белых и черных сигналов, вертикальных и горизонтальных белых и черных полос. При этом повреждение заднего отдела переднего мозга приводило к глубоким нарушениям зрительного различения. У оперированных акул не сохранялись ранее выработанные поведенческие навыки и не вырабатывались новые. На этом основании авторы приписывают переднему мозгу акул зрительные функции. Важно, что у акул повреждение переднего мозга по сравнению с крышей среднего мозга приводило к более отчетливым нарушениям поведения. Следовательно, передний мозг пластиножаберных рыб принимает участие в обработке необонятельной, в частности зрительной, информации. Недавно (Northcutt, 1977) была опровергнута старая точка зрения, согласно которой акул считали «плавающими носами» — примитивными рыбами со слабодифференцированным мозгом и ограниченным репертуаром поведения. Был сделан важный вывод о достаточно высоком развитии у большинства из них зрительной системы. В последние годы показан также довольно высокий уровень развития ЦНС пластиножаберных рыб (Веселкин, Ковачевич, 1973; Карамян, 1979). И. В. Малюковой (1981, 1983) изучалось функциональное значение и роль переднего мозга в организации сложных двигательных поведенческих актов. Установлено, что после двустороннего повреждения переднего мозга в условиях свободного поведения у донных кошачьих акул сохранялись ранее выработанные двигательные условные реакции на условный световой сигнал, осуществлялась пищедобывательная реакция, последовательность двигательных поведенческих актов и лишь незначительно увеличивался латентный период условных реакций — от 130 до 80 с.

Таким образом, на раннем этапе развития позвоночных у пластиножаберных рыб таламические и телэнцефальные образования переднего мозга в морфофункциональном отношении еще недостаточно развиты. Такая структурная организация мозга находит

свое отражение и в характере временных связей. Они вырабатывались медленно, с большим латентным периодом. Поведенческие условные реакции были непрочными и отличались недостаточно высоким и постоянным критерием их осуществления. Но этот показатель является отражением организации их нервной деятельности и обусловливается низким уровнем филогенетического развития пластиножаберных рыб. Однако при сравнении с круглоротыми в развитии мозга пластиножаберных рыб имеются определенные эволюционные сдвиги. У них возникает мощный мозжечок с богатыми межцентральными связями со структурами стволовых, среднемозговых, межуточных отделов. В плане структурной организации и специализации мозговых образований намечается близость к таковым у круглоротых. Простые оборонительные условные реакции у пластиножаберных рыб по скорости их образования и ретенционной способности лишь в незначительной степени отличаются от временных связей, вырабатываемых у миног. Однако у скатов и акул возможно образование более сложных двигательных пищедобывательных поведенческих актов. Передний мозг у пластиножаберных рыб, в том числе и у низкоорганизованных донных кошачьих акул, не принимает существенного участия в организации как простых, так и более сложных двигательных поведенческих актов.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПЕРЕДНЕГО МОЗГА И УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У РЕПТИЛИЙ

В дальнейшем ходе эволюционного развития рептилии занимают особое положение. Считается, что от них, особенно от черепах, начинается новый кортикальный тип эволюции мозга. У рептилий (черепах) происходят существенные эволюционные сдвиги в структурной и функциональной организации мозга по сравнению с пластиножаберными рыбами. У них формируются кортикальные формации переднего мозга: палео-, архи- и неокортекс. Значительные эволюционные преобразования отмечаются в структурах стриатума в виде формирования гиперстриатума, который некоторые авторы относят к неокортексу, другие к неостриатуму. Отчетливо выявляются базальные ганглии, дифференцируются ядерные образования таламуса и гипоталамуса. Впервые в эволюционном ряду позвоночных у рептилий возникает новая система связей — таламокортикальная, дающая начало развитию коры у млекопитающих. Кора рептилий является общей сенсорной областью, в которой перекрываются представительства зрительной, соматической, сенсорной афферентации (Белехова, 1977). Причем зона гетеромодальной афферентации дорсальной коры переднего мозга рептилий имеет черты сходства с ассоциативной корой млекопитающих (Kappers, 1936). Электрофизиологическими исследованиями у рептилий установлено наличие геникулокортикальных и

ротундостриарных таламотелэнцефальных систем. Причем конвергенция афферентации от ядер таламуса осуществляется в общей коре и дорсальном вентрикулярном гребне. Такое прогрессивное усложнение структурной организации переднего мозга и специализация в таламотеленцефальных системах рептилий находит свое отражение в различных сложных поведенческих реакциях. Действительно, у черепах достаточно развиты врожденные инстинктивные формы поведения и выявлена способность к различным формам обучения.

В ранних работах (Асратян, Алексанян, 1933) показана возможность выработки у черепах простых пищедобывательных, пищевых и оборонительных условных рефлексов (см. также: Бианки, 1967; Воронин, 1970, 1977). У рептилий можно образовать и более сложные поведенческие акты. Так, у них изучалось дифференцирование зрительных раздражителей (Сихарулидзе, 1972; Сафаров, 1979) горизонтальных и вертикальных полос (Bass et al., 1973), геометрических фигур (Сафаров, 1979), цветных стимулов (Бианки, 1967). Черепахи способны к обучению зрительным и пространственным задачам в условиях выбора при различной вероятности пищевого подкрепления. Они могут обучаться только при постоянном уровне подкрепления (Bitterman, 1965; Holmes, Bitterman, 1966). Ряд вопросов по эволюции ВНД рептилий изложен в монографиях (Сергеев, 1967; Воронин, 1970, 1977; Карамян, 1970). Наибольший интерес представляют исследования, касающиеся изучения сложных поведенческих актов. Оказалось, что у рептилий впервые в ряду позвоночных возможно образование ассоциативных временных связей на раздражители одной модальности (Сергеев, 1967). Сложные формы поведения у черепах изучались также в лаборатории И. С. Беритова. При исследовании образной памяти черепахам показывалась заряженная пищей кормушка, и они правильно определяли ее местоположение. Эту задачу они правильно решали в течение 2—2.5 мин (Эльдаров, Сихарулидзе, 1968). Этими же авторами у болотных черепах вырабатывались пищедобывательные условные рефлексы на красный и зеленый цвет, которые сохранялись через 1—1.5 мес. В лаборатории Л. В. Крушинского изучалась другая сложная форма поведения в филогенезе позвоночных, в том числе у черепах. Исследования «рассудочной деятельности» показали, что черепахи и ящерицы способны решать экстраполяционные задачи лишь в простой форме. Причем самый легкий вариант задачи они решали без предварительного обучения с тем же успехом, как кошки (Крушинский, 1977).

В другом варианте при изучении сложных форм поведения у рептилий в условиях наших опытов использовались новые адекватные методы, разработанные И. В. Малюковой (1978, 1981) с учетом особенностей экологических и врожденных поведенческих актов. В условиях свободного поведения у сухопутных черепах (*Testudo horsfieldi*) вырабатывалась сложная последовательная цепь условных рефлексов на предъявление трех зрительных задач разной степени сложности. Черепахи обучались разли-

чать квадраты: белый от черных, с вертикальной и горизонтальной исчерченностью белыми и черными полосами, а также фигуры разной формы — треугольник, круг, крест. Установлено, что простой двигательный пищедобывательный условный рефлекс толкания дверцы вырабатывался после 70—80 сочетаний. Правильный выбор белого квадрата появлялся после 80—90 сочетаний, но при этом черепахи перестали совершать ранее выработанную пищедобывательную реакцию открывания дверцы. Пришлось



Рис. 42. Сложные двигательные поведенческие акты у рептилий (черепах).

Предъявление второй задачи зрительной дискриминации. Выбор черепахой квадрата с вертикальной исчерченностью в крайнем правом отсеке и начало осуществления пищедобывательной реакции — толкания дверцы в отсек.

эти рефлексы вырабатывать заново. Последующее обучение выбору квадрата с вертикальными полосами протекало быстрее, чем при первой задаче (рис. 42). Причем опять пострадало предыдущее обучение, так как черепахи перестали осуществлять пищедобывательную реакцию и ошибались в выборе белого квадрата. Аналогичные явления наблюдались при обучении выбора креста из трех фигур. Условные рефлексы вырабатывались быстрее, чем при обучении предыдущим задачам. Однако черепахи опять перестали осуществлять пищедобывательную реакцию и делали ошибки при дифференцировании сигналов предыдущих задач. Выработанные и упроченные условные рефлексы сохранялись в течение 30 дней. В других условиях опытов (Карамян, Малюкова, 1979) при изучении более сложной формы поведения — способности к вероятностному прогнозированию, установлено, что черепахи

не могут «максимизировать» пищедобывательное поведение, т. е. выбирать часто подкрепляемую кормушку в случае применения неравнозначного пищевого подкрепления в двух кормушках. Исследования функционального значения переднего мозга у рептилий показали, что его удаление у черепах и ящериц не сказывается на простых формах пищевых и оборонительных условных рефлексов на зрительные, слуховые и механические раздражения (Асратян, Алексанян, 1933; Сихарулидзе, 1972; Сафаров, 1979), на правильном дифференцировании геометрических фигур и световых раздражителей (Сафаров, 1979). Однако у бесполушарных ящериц и черепах происходило нарушение следовых процессов (Беритов, 1968; Сихарулидзе, 1972). Удаление у черепах дорсальной коры или дорсовентрикулярного гребня не нарушало дифференцирования зрительных стимулов с горизонтальной и вертикальной линиями (Bass et al., 1973). В других исследованиях показано, что удаление дорсальной коры не оказывало существенного влияния на решение простых зрительных задач. После удаления дорсальной коры у черепах не меняется двигательная активность и сохраняется способность к альтернативному пространственному выбору одного из двух коридоров (Morlock, 1972). По мнению Гранда (Granda 1972), дорсальная кора у черепах представляет собой «балласт», а ее удаление не вызывает каких-либо нарушений в поведении. Однако сложные формы условнорефлекторной деятельности после удаления дорсальной коры претерпевают серьезные изменения. Такие сложные формы поведения, как отсроченные реакции, нарушаются после повреждения дорсальной коры. И. С. Беритовым (1968) был сделан вывод о ее роли в организации сложных поведенческих актов и процессах памяти. У черепах образная и эмоциональная память является функцией переднего мозга. В лаборатории Л. В. Крушинского получены интересные данные, свидетельствующие о роли дорсальной коры и стриатума в организации поведенческих актов у черепах. Оказалось, что после разрушения дорсальной коры у них утрачивалась способность к решению экстраполяционных задач, но при этом сохранялись простые двигательные условные рефлексы. После повреждения структур дорсального стриатума наблюдались грубые нарушения как со стороны двигательной активности, так и пищевого поведения (Очинская, Рубцова, 1976; Рубцова, 1980).

У рептилий происходят важные прогрессивные эволюционные изменения структурной и функциональной организации переднего мозга. Герриком (Herrick, 1948) и И. Н. Филимоновым (1963) высказана точка зрения о том, что развитие новой коры у рептилий является ключом для понимания механизмов дальнейшего прогресса в эволюции млекопитающих. Действительно, морфологические и электрофизиологические данные свидетельствуют о том, что у рептилий развитие корковых формаций достигает определенного совершенствования. Особое значение приобретают данные о возможности образования у них различных сложных форм поведенческих реакций. В последние годы И. В. Малюковой (1981,

1983) были получены новые факты относительно функционального значения и роли переднего мозга в организации сложных двигательных поведенческих актов у черепах. Согласно нашим данным, структуры переднего мозга неоднозначно участвуют в организации сложных форм поведения. Так, повреждение дорсальной коры приводило к нарушению выполнения сложной последовательной цепи двигательных пищедобывательных условных рефлексов, но при этом зрительное распознавание не нарушалось, тогда как разрушение дорсовентрикулярного гребня и частично стриатума вызывало более глубокие расстройства ВНД в виде нарушения зрительного распознавания и осуществления последовательности двигательных поведенческих актов. По-видимому, стриатуму черепах по сравнению с дорсальной корой, имеющей примитивную структурно-функциональную организацию, принадлежит более важная роль в интегративной деятельности мозга.

Как было уже показано выше, у рептилий структурная и функциональная организация мозга по сравнению с низшими домлекопитающими — пластиножаберными и костистыми рыбами — существенно различаются. У черепах в таламических и гипоталамических структурах появляются ядерные образования, в конечном мозге вычленяются архи-, палео- и неостриарные структуры, а в паллиуме формируется примитивный неокортекс. Такое усложнение структурной организации мозга создает условия для появления у черепах возможности формирования более сложных форм поведения по сравнению с акулами, скатами и костистыми рыбами. Однако ВНД черепах отличается примитивными чертами организации. Это можно было видеть на примере наших данных, когда в процессе выработки сложных поведенческих актов обнаруживалось, что всякий раз, обучаясь одной задаче, черепахи забывали предыдущую. Так, обучившись выбору светлого квадрата, они перестали осуществлять ранее выработанную пищедобывательную реакцию. Последующее обучение — выбору квадрата с вертикальными полосами — протекало быстрее, чем в предыдущей задаче. Однако после его выработки черепахи опять перестали осуществлять ранее выработанную пищедобывательную реакцию и стали делать ошибки при выборе светлого квадрата. Аналогичные явления наблюдались при обучении черепах выбору креста. Выработка этого двигательного условного рефлекса протекала быстрее, чем при обучении предыдущим задачам, но при этом черепахи опять перестали осуществлять пищедобывательную реакцию и делали ошибки при дифференцировании сигналов первой и второй задач. Следовательно, у черепах, обученных новой задаче, стирались следы предыдущего обучения. Кроме того, для выработки сложных двигательных поведенческих актов у черепах требовалось не только большое количество сочетаний, но и длительное время обучения (около 3—4 мес). Образование пищедобывательной реакции оказалось возможным только при наличии прозрачной дверцы, за которой черепахи видели отсек, в котором они получали пищу. Эти факты свидетельствуют о чертах еще примитивной организа-

ции ВНД и о слабой способности к фиксации следов выработанных условных рефлексов. Способность к вероятностному прогнозированию у них отсутствует. Следовательно, по сравнению с высокоорганизованными позвоночными — млекопитающими — сложные двигательные поведенческие акты рептилий (черепах) носят еще черты примитивной организации. Аналогичное мнение относительно характеристики ВНД черепах было высказано другими авторами. Так, Л. Г. Ворониным (1970, 1977) была установлена возможность выработки у черепах простого двигательного пищедобывательного условного рефлекса только на трехчленный комплекс условных раздражителей, тогда как у более высокоорганизованных животных вырабатывались условные рефлексы на четырех- и пятичленный последовательные комплексы. По сравнению с млекопитающими у черепах вырабатываются простые формы ассоциативных временных связей на одномодальные сигналы. Изучая способность к «рассудочной деятельности» в филогенетическом ряду позвоночных, Л. В. Крушинский (1977) показал, что черепахи по сравнению с млекопитающими способны к решению более простых задач экстраполяции. По нашим данным, способность к вероятностному прогнозированию у черепах полностью отсутствует. Следовательно, у рептилий по сравнению с низшими позвоночными происходит усложнение ВНД. Этот процесс коррелирует с прогрессивными изменениями структурной и функциональной организации их переднего мозга. Из литературных данных известно, что удаление дорсальной коры у рептилий не сказывается на простых условнорефлекторных связях, но приводит к нарушению ряда сложных форм поведения, таких как ассоциативные временные связи, следовые процессы (Беритов, 1968; Сихарулидзе, 1972), экстраполяция направления движения пищевого раздражителя (Очинская, Рубцова, 1976), выполнение сложной последовательной цепи двигательных пищедобывательных условных рефлексов, при сохранении способности к зрительной дискриминации, т. е. нарушению последовательного синтеза (Малюкова, 1983). Л. В. Крушинский (1977) допускал, что при участии этого отдела переднего мозга, связанного со структурами стриатума, у рептилий происходит синтез разномодальной информации и осуществляется сенсомоторная интеграция сложных актов поведения. Что же касается функционального значения стриатума, то разрушение дорсовентрикулярного края приводило к более глубоким расстройствам сложных двигательных поведенческих актов. Они заключались в нарушении зрительного распознавания, последовательности синтеза сенсомоторных актов (Малюкова, 1981), экстраполяции (Рубцова, 1980). Таким образом, на этом важном этапе филогенеза по сравнению с низшими домлекопитающими позвоночными (пластиножаберными и костистыми рыбами) рептилии (черепахи) способны к образованию более сложных форм поведения. Однако по сравнению с высокоорганизованными позвоночными (млекопитающими) ВНД черепах отличается слабостью нервных процессов, примитивными чертами организации, отсутствием способности к удержанию

следов и вероятностному прогнозированию. Что же касается функционального значения переднего мозга, то при сравнении функциональной организации дорсальной коры и стриатума у рептилий (черепах) выявлена неоднозначная роль этих отделов переднего мозга в организации сложных двигательных поведенческих актов. По-видимому, стриатуму черепах можно приписать более важную роль в интегративной деятельности мозга, тогда как у дорсальной коры, имеющей еще примитивную организацию, эти функции выражены значительно слабее.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПЕРЕДНЕГО МОЗГА И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У НИЗШИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ — НАСЕКОМОЯДНЫХ И ГРЫЗУНОВ

Насекомоядные среди позвоночных занимают особое положение в виду того, что стоят на самой низкой ступени развития. Они характеризуются большой близостью общей конструкции мозга к грызунам и хищным. У плацентарных млекопитающих общая тенденция эволюционных преобразований в структурной организации мозга имеет четкую направленность в сторону возрастания значения неоталамо-, неогипоталамо-, неостриокортикальных систем интеграции. Увеличение площади неокортекса у насекомоядных связано с развитием дорсального таламуса. Известно, что только на стадии млекопитающих формируются ассоциативные образования таламуса и в дальнейшем они прогрессируют от низших к высшим видам. Установлен определенный параллелизм между развитием этих ядерных образований и ассоциативным неокортексом. Начиная от насекомоядных можно проследить начальные этапы формирования всех таламических ядерных образований, характерных для высших млекопитающих. В развитии таламических структур большим прогрессом является формирование ассоциативно-кортикальной системы интеграции (Ward, Masterton, 1970) и возникновение заднелатерального таламического ядра, являющегося аналогом ассоциативных ядер млекопитающих. Эволюция и усложнение ассоциативных областей коры неразрывно связаны с эволюцией ассоциативных таламических структур и таламокортикальных ассоциативных систем (Батуев, 1973а, 1973б, 1978; Карамян, 1976). У насекомоядных уже формируется ассоциативная таламокортикальная система. Однако ей присущи черты примитивной организации. В течение последних лет опубликован ряд работ, посвященных изучению функциональных особенностей неокортекса и таламуса у низших млекопитающих. Подробно эти вопросы изложены в монографии А. И. Карамяна (1976) и обзорах А. С. Батуева (1979). Оказалось, что у насекомоядных отсутствует типичная картина локализации сенсорных афферентов в таламусе и неокортексе. Характерна нечеткость границ дифференцирования

внутри коры и неопределенность идентификации ее полей. Электрофизиологическими исследованиями сенсорных проекций в неокортексе ежей была уточнена карта Ленде и Сандлера и обнаружено наличие полисенсорной зоны, топографически совпадающей с полями 5 и 7 по Бродману. Методом разномодального тестирования была выделена эта локальная зона в коре со свойствами ассоциативной коры. В ней возникали ответы на все модальности раздражения. По аналогии с корой высших млекопитающих ее назвали «ассоциативной». Электрофизиологическими данными установлено, что наряду с наличием относительно дифференцированных проекций различных афферентных систем в неокортексе ежей можно обнаружить зоны, напоминающие по своим свойствам кору высших млекопитающих. В опытах с регистрацией нейронной активности исследовались три зоны неокортекса, соответствующие специфическим проекционным и «ассоциативной» зоне коры. Во всех зонах отведения было отмечено наличие полисенсорных нейронов (Батуев и др., 1980а). Электрофизиологические исследования дают возможность оценить некоторые стороны прогресса конечного мозга насекомоядных. Сравнительно высокий уровень структурной организации дорсального таламуса и коры головного мозга в смысле появления в этих структурах специализированных подразделений, и особенно возникновения ассоциативных полей, должен был создать условия для развития сложных поведенческих актов у насекомоядных. В литературе известны ограниченные сведения по этим вопросам. Изучение поведения ежей методом образования сложных условных рефлексов проводилось Б. Ф. Сергеевым (1967). Показано, что ассоциативные временные связи вырабатывались путем сочетания разномодальных зрительных и звуковых раздражителей. Подобные условные реакции появлялись после применения 25—35 сочетаний индифферентных раздражителей. Причем ассоциативный условный рефлекс сохранялся 11—19 дней. В отличие от черепах у ежей вырабатывались разномодальные ассоциативные условные рефлексы не только возбудительного, но и тормозного характера. Известны данные, свидетельствующие о наличии у низших млекопитающих двух зрительных путей — филогенетически древнего и молодого. После разрушения верхнего двухолмия у высших насекомоядных (тупайи) наступают глубокие нарушения зрения. Повреждения стриарной коры приводили лишь к незначительным нарушениям, обнаруживаемым при переделке навыка. Далее было показано, что после повреждения зрительной коры цветное и предметное зрение сохраняется. Однако после дополнительного удаления височной коры последнее нарушалось (Snyder, Diamond, 1968). Анализ соотношения этих систем в эволюционном аспекте показан в статье (Ward, Mastertoon, 1970). По мнению этих авторов, кора головного мозга низших млекопитающих приобретает важное значение в зрительных дискриминационных процессах. У насекомоядных эволюционным изменениям в структурной организации переднего мозга сопутствуют функциональные перестройки, в частности, выражающиеся в возмож-

ности образования у них более сложной условнорефлекторной деятельности по сравнению с рептилиями. Так, в условиях опытов И. В. Малюковой (1981) применялись новые адекватные методы изучения сложных форм поведения ежей с учетом особенностей экологических и врожденных поведенческих актов. Оказалось, что у европейских ежей (*Erinaecus evropaeus*) возможна выработка сложной последовательной цепи двигательных пищедобывательных условных рефлексов на применение задач зрительной дискриминации, аналогичных описанным у черепах (различение контрастной освещенности, вертикальных и горизонтальных полос и разных фигур: круга, треугольника, креста). Простой двигательный пищедобывательный условный рефлекс толкания дверцы появился после 10—15 сочетаний. При одновременном предъявлении трех зрительных сигналов правильный выбор белого квадрата появлялся после 30—40 сочетаний. Последующее обучение выбору квадрата с вертикальными полосами происходило быстрее, чем в первой задаче. Условный рефлекс на круг вырабатывался также быстрее, чем при предыдущих задачах (рис. 43). Все ранее выработанные условные рефлексы осуществлялись без изменений. В результате были выявлены некоторые черты нервной деятельности насекомоядных, свидетельствующие, с одной стороны, о более высокой организации высшей нервной деятельности по сравнению с рептилиями, а с другой — о наличии еще примитивных черт организации по сравнению с высшими млекопитающими. Так, у ежей сложные двигательные поведенческие акты на зрительные раздражители разной степени сложности вырабатывались быстрее, были более прочными, чем у черепах, и сохранялись в течение 40—50 дней. В отличие от черепах двигательные реакции у ежей вырабатывались в условиях непрозрачных дверей, ведущих в отсеки. Научившись новой задаче, ежи не забывали предыдущих навыков. Кроме того, нами проводились специальные исследования способности этих животных к вероятностному прогнозированию. С этой целью вырабатывались двигательные условные рефлексы и пищедобывательная побежка в два отсека при равноценном пищевом подкреплении. Далее, в течение опыта пища давалась по-разному, при разных соотношениях вероятностей. Животное должно было определить местоположение часто подкрепляемой кормушки и предпочесть ее выбор. Это называют «максимизацией» пищедобывательного поведения. Оказалось, что впервые в филогенезе позвоночных уже у насекомоядных (ежей) появляется способность к вероятностному прогнозированию, но только при применении самых легких задач при соотношениях вероятностей 0.1—0.9. Однако одновременно с этим отмечен ряд признаков, свидетельствующих о низком уровне организации их ВНД. Это проявлялось прежде всего в инертности нервных процессов. Кроме того, условные рефлексы на одновременный и последовательный комплекс разномодальных сигналов вырабатывались с трудом, при этом часто возникали невротические состояния. Это свидетельствует о том, что условнорефлекторная деятельность ежей характеризу-

ется низким и примитивным уровнем синтетических процессов. Следует подчеркнуть, что необходимым условием выработки сложной программы поведения у ежей является применение более адекватных условных раздражителей, связанных с экологическими особенностями поведения: дифференцирования разной степени освещенности, горизонтальных и вертикальных полос, зву-



Рис. 43. Сложные двигательные поведенческие акты у насекомоядных (ежей). Предъявление третьей задачи зрительной дискриминации. Выбор ежом круга из трех фигур разной формы.

ков высокой частоты. В отличие от высших млекопитающих у ежей слабо развиты ориентировочно-исследовательские реакции и в процессе обучения не наблюдалось использования «проб и ошибок», свойственных для более высокоорганизованных млекопитающих. В последние годы получены данные о роли ассоциативных ядер таламуса и заднего гипоталамуса в организации условнорефлекторной деятельности у ежей. После разрушения указанных образований таламуса в первые послеоперационные дни вегетативные поведенческие нарушения отсутствуют, позже развивается гиперактивность. После разрушения заднего гипоталамуса сразу после опе-

рации наблюдаются вегетативные и поведенческие изменения ВНД. Наибольшее нарушение претерпевало осуществление пищедобывательной реакции. Сделан вывод о дифференцированном участии таламических и гипоталамических образований в осуществлении условнорефлекторной деятельности (Соллертинская, Дустов, 1984). Характерной особенностью неокортекса ежей является недостаточно четкая локализации в ней проекций афферентов разных модельностей, имеющих большие зоны перекрытия между зрительной, соматической и слуховой зонами. В таламических ядерных образованиях и неокортексе начинается формирование ассоциативных систем. Однако еще сохраняется низкий уровень организации таламокортикальных связей. В целом неокортекс сохраняет черты примитивной организации. Так, в наших опытах (Малюкова, 1983) было показано, что после двусторонней экстирпации фронтальной коры у ежей не изменялась способность к осуществлению последовательности двигательных поведенческих актов и пищедобывательной реакции при применении всех трех задач зрительной дискриминации. Вся программа двигательных условных рефлексов выполнялась. В наших электрофизиологических и морфологических исследованиях в пределах неокортекса была выделена «ассоциативная область» (Батуев и др., 1980а, 1980б). На основании результатов этих исследований впервые было сделано заключение о существовании у насекомоядных ассоциативной системы, которая аналогична ассоциативным системам хищных и приматов, но обладает рядом примитивных и несовершенных признаков. Следует подчеркнуть, что функциональные возможности примитивной «ассоциативной» коры весьма ограничены. По нашим данным (Малюкова, 1981, 1983), двустороннее удаление этой области неокортекса приводило к распаду сложного цепного двигательного условного рефлекса, связанного со зрительной дискриминацией. Причем наиболее страдали тонкие компоненты сенсомоторной интеграции, которыми завершался пищедобывательный двигательный акт. По-видимому, примитивно развитая «ассоциативная кора» ежей уже начинает включаться в реализацию процессов сенсомоторного синтеза, но еще не способна к реализации более сложных актов межанализаторной интеграции. Что же касается функционального значения стриатума, то нами было установлено, что двустороннее повреждение этой мозговой структуры приводит к глубоким и необратимым нарушениям сложных двигательных пищедобывательных условных рефлексов. По-видимому, при наличии примитивного неокортекса стриарные образования у насекомоядных являются ведущей мозговой структурой в организации сложных форм поведения.

Грызуны (крысы), так же как насекомоядные, относятся к представителям низших млекопитающих. Кора больших полушарий у крыс организована еще примитивно, имеется недостаточное структурное обособление проекционных и ассоциативных полей. Лобная область морфологически выделена, но не имеет четкой дифференциации на поля. Происходит некоторое дальнейшее вычле-

нение ядер таламуса, неостриатума и развитие ассоциативных систем мозга. В целом у крыс возможна выработка более сложной условнорефлекторной деятельности по сравнению с ежами (Chauvin, 1972). Согласно нашим данным (Малюкова, 1978, 1981, 1983), у крыс удалось выработать достаточно сложную последовательную цепь двигательных пищедобывательных условных рефлексов. В специальной камере крыса обучалась лазанию по лестнице, пользованию устройством для ее подъема на 2-ю полку и дальнейшему залезанию на 3-ю полку. В процессе обучения крысы не утрачивали способности к осуществлению ранее выработанных условных рефлексов, которые носили стойкий характер и сохранялись в течение 40—50 дней. В процессе формирования сложных двигательных условных рефлексов у ежа и крысы появились некоторые различия в характеристике поведенческих реакций, таких как способность к зрительному различению, проявление ориентировочно-исследовательского поведения, использование «проб и ошибок» при обучении. Эти данные свидетельствуют о некоторых чертах усложнения ВНД крыс по сравнению с ежами. Однако, так же как и у ежей, попытка выработать условный рефлекс на одновременный комплекс сигналов разной модальности оказалась для крыс непосильной задачей и приводила к срыву ВНД (Батуев, 1973а). Различия выявились также и в характере вероятностного прогнозирования. Крыса оказалась способной к «максимизации» пищедобывательного поведения при соотношении вероятностей 0.1—0.9 и 0.2—0.8, тогда как у ежа наблюдалась лишь тенденция к максимизации поведения при соотношении вероятностей 0.1—0.9, т. е. при применении более простых задач.

В ряде монографий и литературных обзоров изложены сведения о характере структурно-функциональной организации лобных долей и стриарных образований в ряду млекопитающих (Черкес, 1969; Батуев, 1973а, 1979; Хасабов, 1978; Суворов, 1980). Большой интерес представляют данные, полученные А. С. Батуевым (1973), свидетельствующие о том, что фронтальная кора у крыс не принимает участия в организации сложных двигательных навыков. Нами, так же как у насекомоядных (ежей), у грызунов (крыс) проводилось сравнение функционального значения фронтальной коры и неостриатума, составляющих единую морфофункциональную систему. Оказалось, что функциональное выключение этой корковой зоны не приводило к каким-либо нарушениям со стороны ВНД. По-видимому, лобной области неокортекса у грызунов (крыс) не присущи черты функциональной организации и свойства, характеризующие ассоциативную лобную кору высших млекопитающих. Что же касается базальных ганглиев переднего мозга (неостриатума), то у крыс они достигают значительного развития. Разрушение головки хвостатых ядер приводило к глубоким изменениям со стороны всех выработанных сложных двигательных поведенческих актов, при этом моторика выполнения сложных движений не страдала. Установлено, что повреждение этих структур мозга вызывало нарушения таких сложных поведенческих актов, как память, мо-

тивация, эмоциональное и исследовательское поведение, и даже полную утрату осуществления сложных целенаправленных двигательных пищедобывательных условных рефлексов и их последовательности. Эти факты свидетельствуют об аналогии функциональных особенностей неостриатума крыс и префронтальной коры высших млекопитающих. Некоторыми авторами описано функциональное сходство между неостриатумом и лобной областью млекопитающих (Divac, 1972; Суворов, 1980; Малюкова, 1981, 1983). Известно, что при повреждении как неостриатума, так и префронтальной коры у млекопитающих страдают эмоциональные и исследовательские реакции, память, организация сложных программ двигательных произвольных актов.

Таким образом, на стриокортикальном этапе филогенеза у низших млекопитающих (насекомоядных и грызунов), характеризующихся примитивной структурной и функциональной организацией неокортекса и, в частности, ассоциативных полей коры, особенности высшей нервной деятельности свидетельствуют также о наличии черт еще достаточно примитивной организации. В условиях малодифференцированных ассоциативных образований мозга ведущая роль в организации сложных двигательных поведенческих актов принадлежит подкорковым структурам переднего мозга — неостриатуму, которому, по-видимому, присущи некоторые высшие функции головного мозга: организация целенаправленных сложных двигательных актов, мотивация, память, ориентировочно-исследовательские и эмоциональные реакции.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АССОЦИАТИВНОГО НЕОКОРТЕКСА И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ВЫСШИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ — ПРИМАТОВ

В восходящем ряду млекопитающих важнейшим показателем эволюционного прогресса ЦНС является развитие неокортекса. Наряду с увеличением площади новой коры отмечается тенденция к четкой локализации моторных, сенсорных, зрительных, слуховых функций. Известно, что неокортекс развит неодинаково у разных представителей млекопитающих. Так, поверхность коры у ежа составляет 32 %, у кролика — 56 %, у собаки — 84 %, а человека — 96 % (Филимонов, 1963). Одновременно с этим в ряду млекопитающих начиная от насекомоядных до приматов происходит усложнение внутренней организации неокортекса. Прослеживая закономерности формирования интегративных систем мозга в сравнительном ряду млекопитающих, следует отметить, что главной линией эволюции мозга этих животных является формирование новых таламокортикальных структур, на базе которых возникают новые формы поведенческих и условнорефлекторных актов (Карамян, 1970). Установлено наличие четкого параллелизма между развитием ассоциативных ядер

таламуса, с одной стороны, и фронтальной и теменной ассоциативных зонах коры — с другой. Известно, что в сравнительном ряду млекопитающих процентное отношение площади ассоциативных полей к общей поверхности коры существенно возрастает, а площадь проекционных полей существенно сокращается (Campbell, 1965). В ходе дальнейшей эволюции мозга у приматов по сравнению с насекомоядными, грызунами и хищными происходит значительный прогресс новой системы ассоциативных таламических ядерных образований и надстраивающихся над ними ассоциативных полей неокортекса. При этом поразительно ускоренные темпы отмечаются в развитии ассоциативной коры — у ежей она выражена ограниченно, у крыс составляет 11 % новой коры, у кроликов — 22 %, у обезьян — 56 %, а у человека — 84 % (Campbell, 1965; Карамян, 1976). У приматов лобные доли достигают наиболее высокого уровня развития по сравнению с другими млекопитающими. В лобной области выделено 7 полей (Кононова, 1962; Батуев, 1979). Вопросы о структурной и функциональной организации лобной ассоциативной коры изложены в обзорах (Батуев, 1973а, 1979). У приматов значительного развития достигают кортико-кортикальные связи, которые являются структурной и функциональной основой объединения различных полей коры. Так, слуховая, зрительная, соматическая области имеют пути соединения с теменной, височной, лобной корой (Адрианов, 1976). Для понимания функциональной организации ассоциативного неокортекса большое значение имеет наличие тесной морфологической связи в виде наличия длинных ассоциативных волокон между лобными и теменными полями. У приматов теменные доли делятся на верхние и нижние области, причем последние наиболее выражены у высших обезьян и человека. У различных видов обезьян наиболее прогрессивное развитие претерпевает поле 7. Оно получает транскортикальные пути из проекционных зон: слуховой, зрительной, соматической, висцеральной (Divac, 1972). Особый интерес представляют связи теменной ассоциативной коры с другими ассоциативными полями. Теменные доли у приматов являются ассоциативной зоной, в которой осуществляется перекрытие различных видов чувствительности. Прогрессивное развитие ассоциативной теменной области коры головного мозга в филогенезе млекопитающих способствует усложнению интегративной деятельности мозга (Батуев, 1973б, 1979). Сведения о структурно-функциональной организации теменных ассоциативных областей представлены в обзорах А. С. Батуева (1973б, 1978). У приматов в связи с развитием таламофронтальной и таламопариетальной ассоциативных систем мозга и достижением значительного прогресса в организации неокортикальных ассоциативных формаций появляется возможность осуществления более сложных форм поведения по сравнению с другими позвоночными. Значительного развития достигли у обезьян врожденные формы нервной деятельности, такие как позные, мимические, звуковые коммуникации, отражающие возможные способы общения обезьян в стаде,

а также прогрессивное развитие эмоций и исследовательской деятельности. Известно, что обезьяны характеризуются проявлением яркого эмоционального поведения по отношению к различным ситуациям. У макак резусов эмоции выражаются разными движениями тела, позами, мимикой, звуками. Это можно видеть в проявлениях радости, злобы, страха, волнения и т. д. По сравнению с другими позвоночными у обезьян большое значение приобретают такие качества нервной деятельности, как любопытство и подражание. Сильно развитая ориентировочно-исследовательская деятельность заключается в их особой наблюдательности, и она занимает большое место в жизни обезьян. В значительной степени это обусловливается не только высоким уровнем развития их ВНД, но и особенностями экологии. Дембовский (1965) в книге «Психология обезьян» высказал важное положение об исключительном значении столь развитой у обезьян исследовательской деятельности, являющейся, с его точки зрения, зачатком будущего интеллекта. Развивая далее эту мысль, он пишет, что постепенно исследовательский импульс стал доминирующей чертой поведения обезьяны и это послужило началом для зарождения интеллекта человека. Исследования различных приобретенных форм нервной деятельности показали, что у приматов макак резусов (*Macaca rhesus*) возможна выработка еще более сложной условнорефлекторной деятельности по сравнению с другими позвоночными. Так, в условиях свободного поведения обезьяна обучалась выполнению достаточно сложной последовательной цепи двигательных поведенческих актов. Обезьяна обучалась распознавать 3 объемные геометрические фигуры разной формы: куб, конус, цилиндр (пищей подкреплялся выбор цилиндра), в другой задаче — различать 3 объемные геометрические фигуры одинаковой формы, но разного цвета: зеленого, красного, желтого (пищей подкреплялся выбор желтой фигуры). Наиболее сложным и длительным оказалась выработка условных рефлексов на переход в камеру и нахождения в ней на стуле. Последующая пищедобывательная реакция выработалась на 5—10-м сочетании. Правильное дифференцирование геометрических фигур разной формы появлялось после 200-го сочетания, а различение фигур разного цвета — после 100-го сочетания. Обученная обезьяна выполняла сложную последовательную цепь двигательных поведенческих актов. Она самостоятельно переходила в камеру, садилась в ней на стул. При открывании дверец на передней стенке она соскакивала с него, подбегала к передней стенке камеры, выбирала подкрепляемую фигуру, открывала крышку кормушки, на которой был прикреплен цилиндр или желтая фигура, брала еду и возвращалась назад на стул (рис. 44). Некоторые поведенческие акты обезьяны совершали без предварительного обучения. Они справлялись со сложными задачами зрительной дискриминации. Выработанные условные рефлексы были прочными и сохранялись в течение длительных перерывов в опытах: 50, 60, 75, 90, 120, 365 дней. Исследования более сложной формы поведения в условиях стационарных

случайных сред показали, что у обезьян также развита способность к вероятностному прогнозированию. Стереотип двигательных пищедобывательных условных рефлексов на попеременное чередование кормушек вырабатывался на 4—5-м сочетании. В случае неравнозначного пищевого подкрепления с использованием разных соотношений вероятностей было установлено, что «максимизация» пищедобывательного поведения у них наблюдалась при применении как легких, так и сложных задач вероятностного прогнозирования: 0.1—0.9, 0.2—0.8, 0.3—0.7, 0.4—0.6 (Меницкий, Тру-



Рис. 44. Сложные двигательные поведенческие акты у приматов (макак резусов).

Предъявление первой задачи зрительной дискриминации объемных геометрических фигур разной формы. Выбор обезьяной подкрепляемой фигуры — цилиндра.

бачев, 1974; Карамян, Малюкова, 1979). Обезьяны не только усваивали программу каждого опыта, но и переносили следы обучения на следующий день. Эти данные можно рассматривать как проявление способности к «примитивному думанию» по И. П. Павлову или к развитой «рассудочной деятельности» по Л. В. Крушинскому. Исследования формирования функции памяти у низших и высших обезьян, проводимые Л. А. Фирсовым (1972) на моделях следового условного рефлекса, отсроченных реакций, следового подражания и отсроченного выбора по тождеству сигналов, выявили прогресс образной памяти в филогенезе приматов. Так, для достижения критерия правильного отсроченного выбора у капуцинов, макак, павианов, шимпанзе длительность следовых пауз колебалась в пределах от 1.5 до 300 мин.

Проблема функциональной организации лобных долей у высших млекопитающих, особенно у приматов, продолжает вызывать

интерес у нейрофизиологов, клиницистов и психологов. Об этом свидетельствуют многочисленные литературные данные, посвященные вопросам структурной и функциональной организации лобных долей и их участия в регуляции различных форм поведения у животных и человека. До сих пор интерес к этой проблеме не ослабел.

При обширном повреждении префронтальной области были описаны грубые расстройства поведенческих реакций, таких как эмоциональных, исследовательских, нарушения стадных отношений и распад двигательных цепных условных рефлексов (Лагутина, 1972; Батуев, 1973а). Показано снижение уровня пищевых условных рефлексов (Урманчеева и др., 1978). Функции префронтальной коры многими исследователями связываются с кратковременной памятью (Бакурадзе, Нинейшвили, 1979). Нейроны префронтальной коры у бодрствующих обезьян участвуют в восприятии сенсорной информации, связанной с высокой мотивационной значимостью, с отсроченными реакциями, степенью новизны стимула и его биологической значимостью (Батуев, 1979).

У макак резусов в условиях наших опытов двустороннее повреждение лобной ассоциативной коры (поле 47 по Кононовой, расположенное в области s. principalis) приводило к распаду целенаправленного сложного двигательного поведения, к утрате целесообразности выполнения произвольных двигательных актов, мотивации, памяти, нарушению зрительного распознавания сложных стимулов. Обезьянами осуществлялись только отдельные фрагменты сложной двигательной программы. При этом простые формы условнорефлекторной деятельности, такие как подход к кормушкам и последующая пищедобывательная реакция, ими выполнялись (Малюкова, 1978). Существенные изменения претерпевало поведение животных в стационарных случайных средах. После операции стереотип двигательных условных рефлексов не осуществлялся. Утратилась способность к «максимизации» пищедобывательного поведения в случае применения как простых, так и сложных задач вероятностного прогнозирования, и поведение обезьян приобрело персеверативный характер. Способность к прогнозированию поведения в стационарных и случайных средах также связана с функциональными особенностями лобной ассоциативной коры. Повреждение этой области приводило также к глубоким нарушениям в сфере врожденных коммуникаций, эмоциональных и исследовательских форм поведения. Это выражалось в появлении симптома «эмоциональной тупости», утрате контактов с окружающими животными и людьми, исчезновением звуковых коммуникаций, поз, мимики и т. д. Спустя отдаленный срок после операции (6—8 мес) ранее всего восстанавливались те формы нервной деятельности, которые были связаны с обучением, и более всего страдала способность к решению логических задач, эмоциональные и исследовательские реакции. В работах О. С. Адрианова и Л. Н. Молодкиной (1979) при изучении «рассудочной деятельности» у млекопитающих было установлено на-

личие специфического значения префронтальной области неокортекса для построения программ будущих действий. Другие авторы связывают с префронтальной корой способность к адекватной оценке случайных высоковероятностных подкреплений условных сигналов (Симонов, 1970). Близкая точка зрения по отношению к приматам и человеку была сформулирована в работах А. Р. Лурия (1966), Прибрама (Pribram, 1966) и ряда других клиницистов. В клинике у больных с повреждением лобной ассоциативной коры описаны нарушения организации сложных целенаправленных программ действий и появление навязчивых стереотипных персевераций, нарушение контроля за протеканием двигательного поведения, снижение критики, утрата способности к вероятностному прогнозированию. Причем установлена взаимосвязь между уровнем исследовательского поведения и вероятностным прогнозированием (Фейгенберг, Леви, 1965; Лурия, 1966). Теменная ассоциативная кора характеризуется иными функциональными особенностями. При массивных повреждениях этой области наблюдалось выпадение условных и безусловных двигательных рефлексов, зрительные расстройства, нарушение отсроченных реакций, ослабление ориентировочно-исследовательского поведения. Описан эффект «игнорирования» в виде отсутствия внимания к стимулу (Лагутина, Джалагония, 1964; Heilmann, 1970; Батуев, 1973б; Хасабов, 1978). У бодрствующих обезьян нейроны париетальной области разряжались при фиксации взгляда на пищу или стимул, сигнализирующий ее появление, движении зрительных стимулов (Jin Tom, 1978). Этим нейронам была приписана функция зрительного внимания. Заднетеменная область участвует в контроле движений рук и головы, необходимых для постоянного корректирования систем (Hyvärinen, 1976; Leinonen, Hyvärinen, 1978). После двустороннего удаления поля 7 в условиях наших опытов (Малюкова, 1981, 1983) у обезьян нарушалась способность к выполнению сложных двигательных условных рефлексов. Во время опыта они находились в состоянии двигательного беспокойства, игнорировали условные раздражители. Такое невротическое состояние сопровождалось появлением агрессивных и негативных реакций на окружающую обстановку. Наблюдалось снижение эмоционального и ориентировочно-исследовательского поведения. Стереотип двигательных условных рефлексов не осуществлялся. При предъявлении задач вероятностного прогнозирования возникали негативные реакции. Через 1—1.5 мес после операции у обезьян восстановилась та форма нервной деятельности, которая была связана с обучением, и в течение трех лет оставались нарушения в других сферах сложных поведенческих актов. Согласно клиническим данным, для больных с повреждением теменной области характерно искаженное восприятие формы, величины, веса и нарушения их расположения в пространственных координатах. Наблюдались расстройства пространственной координации целенаправленных движений (Лурия, 1966). По-видимому, появлением таких сложных расстройств

в восприятии можно объяснить грубые нарушения ВНД, наблюдаемые нами у оперированных обезьян, такие как невротическое состояние, агрессивные и негативные реакции.

Повреждение ассоциативного неокортекса у обезьян приводило к появлению ярко выраженных патологических состояний в сфере эмоций. Согласно мнению М. М. Хананашвили (1978), эмоции играют большую роль в возникновении, а также течении разных форм патологии ВНД. Симоновым (1970) была сформулирована информационная теория эмоций. Согласно его точке зрения, эмоции отражают величину потребностей и вероятность их удовлетворения в данный момент. В условиях наших опытов, по-видимому, снижение уровня ориентировочно-исследовательского поведения способствовало возникновению дефицита информации у оперированных обезьян. Этим, вероятно, можно объяснить глубокую патологию в сфере эмоций, наблюдаемую нами после повреждений у них лобных и теменных ассоциативных областей коры больших полушарий.

Таким образом, на этом очень важном этапе филогенеза у приматов происходит значительный эволюционный прогресс формирования таламофронтальных и таламопариентальных ассоциативных систем мозга и усложнение структурно-функциональной организации ассоциативного неокортекса. В связи с такими эволюционными преобразованиями ассоциативных структур мозга у приматов ВНД достигает высокого уровня развития. По сравнению с другими позвоночными у обезьян вырабатывались более сложные формы поведения. У них развита способность к зрительному распознаванию сложных сигналов, краткосрочная и долговременная память, способность к вероятностному прогнозированию при разных соотношениях вероятностей: 0.1—0.9, 0.2—0.8, 0.3—0.7, 0.4—0.6. Значительного развития достигли у обезьян врожденные формы нервной деятельности, такие как мимические, позные, звуковые коммуникации, отражающие возможные способы общения обезьян, а также прогрессивное развитие эмоций и исследовательской деятельности. Что же касается функционального значения ассоциативного неокортекса на этом этапе филогенеза, то установлено, что лобная ассоциативная кора принимает значительное участие в организации сложных программ целенаправленного двигательного поведения, вероятностного прогнозирования, мотивации, памяти, врожденных форм нервной деятельности: звуковых и других коммуникаций, эмоциональных и других исследовательских реакций. Теменная ассоциативная кора характеризуется другими чертами функционального значения. Она принимает участие в организации сложных целенаправленных движений, восприятии «схемы тела», правильной ориентировке в пространстве, эмоциональных и ориентировочно-исследовательских формах поведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований, проведенных на различных позвоночных, позволяют проследить развитие и постепенное усложнение ВНД, а также способности к сохранению в памяти следов условнорефлекторного обучения, вероятностного прогнозирования и функционального значения переднего мозга в филогенетическом ряду позвоночных. Полученные данные согласуются с концепцией о критических этапах развития мозга в филогенезе позвоночных, охарактеризованных на основании изучения электрофизиологических феноменов, особенностей структурной и функциональной организации мозга и поведенческих актов.

Первый критический этап. На самом раннем этапе развития позвоночных у бесчерепных (ланцетник) характерно отсутствие специализации в ЦНС. В условиях диффузной организации мозга у них могут быть выработаны лишь условные реакции типа суммационных. У круглоротых (минога) по сравнению с бесчерепными формируются основные структуры мозга и зачаточные корковые формации, но при этом сохраняются элементы диффузной организации ЦНС. В связи с этим у них возможно образование квазиусловных рефлексов, занимающих промежуточное положение между суммационными и истинными рефлексами (рис. 45).

Второй критический этап. На следующем раннем этапе развития позвоночных, у пластиножаберных рыб (скатов и акул), таламические и телэнцефальные образования переднего мозга в морфофункциональном отношении еще недостаточно развиты. В связи с этим в случае применения простых и более сложных задач для обучения (различение света и тьмы, контрастной освещенности) у скатов и акул удалось выработать временные связи. Они вырабатывались медленно, были непрочными, сохранялись в течение одних суток, характеризовались недостаточно высоким постоянным критерием их осуществления. Передний мозг у пластиножаберных рыб не принимает достаточного участия в организации как простых, так и более сложных двигательных поведенческих актов (рис. 45).

Третий критический этап. В ходе дальнейшей эволюции позвоночных рептилии, особенно черепахи, занимают особое положение. Структурная и функциональная организация переднего мозга рептилий по сравнению с предыдущими классами животных отличается тем, что в конечном мозге вычленяются архи-, палео- и неостриарные структуры, в паллиуме формируется примитивный неокортекс, появляются таламотелэнцефальные системы. Наличие кортикостриарной надстройки над диэнцефальными структурами, вычленение неокортекса создают возможность для образования более сложных форм поведения по сравнению с низшими позвоночными. Однако по сравнению с млекопитающими ВНД черепах отличается слабостью нервных и следовых процессов, примитивными чертами организации, отсутствием способности к вероятностному прогнозированию. Выработанные сложные поведенческие

акты в форме длительных последовательностей на зрительные сигналы сохранялись в течение 30 дней. У рептилий стриатум по сравнению с дорсальной корой, имеющей примитивную организацию, выполняет более важную роль в интегративной деятельности мозга и организации сложных двигательных поведенческих актов (рис. 45).

Четвертый критический этап. У низших млекопитающих — насекомоядных (ежей) — мозг характеризуется увеличением общей поверхности неокортекса и развитием дорсальных ядер зрительного бугра. В коре характерна недостаточно четкая локализация проекционных зон, имеются значительные области перекрытия между сенсорными зонами. В таламических ядерных образованиях и неокортексе начинается формирование ассоциативных систем. При этом создаются условия для образования у ежей более сложной последовательной цепи двигательных поведенческих актов на зрительные задачи. У ежей сложные двигательные условные рефлексы вырабатывались быстрее и были более прочными, чем у черепах, сохранялись в течение 40—50 дней. У ежей впервые в эволюционном ряду позвоночных появляется способность к вероятностному прогнозированию при применении легких задач (при соотношении вероятностей 0.1—0.9). У насекомоядных ВНД характеризуется чертами примитивной организации и инертностью нервных процессов. Условные рефлексы на разномодальный комплекс вырабатывались с трудом. У ежей слабо развиты ориентировочно-исследовательские реакции и в процессе обучения не используется тактика «проб и ошибок», свойственная более высокоорганизованным млекопитающим. У грызунов (крыс) не наблюдается существенных изменений в структурной и функциональной организации таламических и корковых образований. Происходит дальнейшее развитие ассоциативных систем переднего мозга. Высшая нервная деятельность грызунов по сравнению с насекомоядными характеризуется чертами более высокой организации. У крыс вырабатывались очень сложные двигательные поведенческие акты, которые сохранялись в течение 40—50 дней. У них более развита исследовательская деятельность и способность к вероятностному прогнозированию при соотношении вероятностей 0.1—0.9 и 0.2—0.8. В процессе обучения используется тактика «проб и ошибок». У низших млекопитающих (насекомоядных и грызунов), характеризующихся примитивным развитием неокортекса, особенно лобного отдела, ведущая роль в организации сложных форм поведения принадлежит неостриатуму, которому, по-видимому, присущи некоторые высшие функции мозга, свойственные лобной ассоциативной коре высших млекопитающих (рис. 45).

Пятый критический этап. У приматов (низших обезьян, макак резусов) прогрессирует новая система ассоциативных ядерных образований таламуса и надстраивающихся над ними ассоциативных полей неокортекса. При этом поразительно ускоренные темпы отмечаются в развитии ассоциативной коры в ряду млекопитаю-

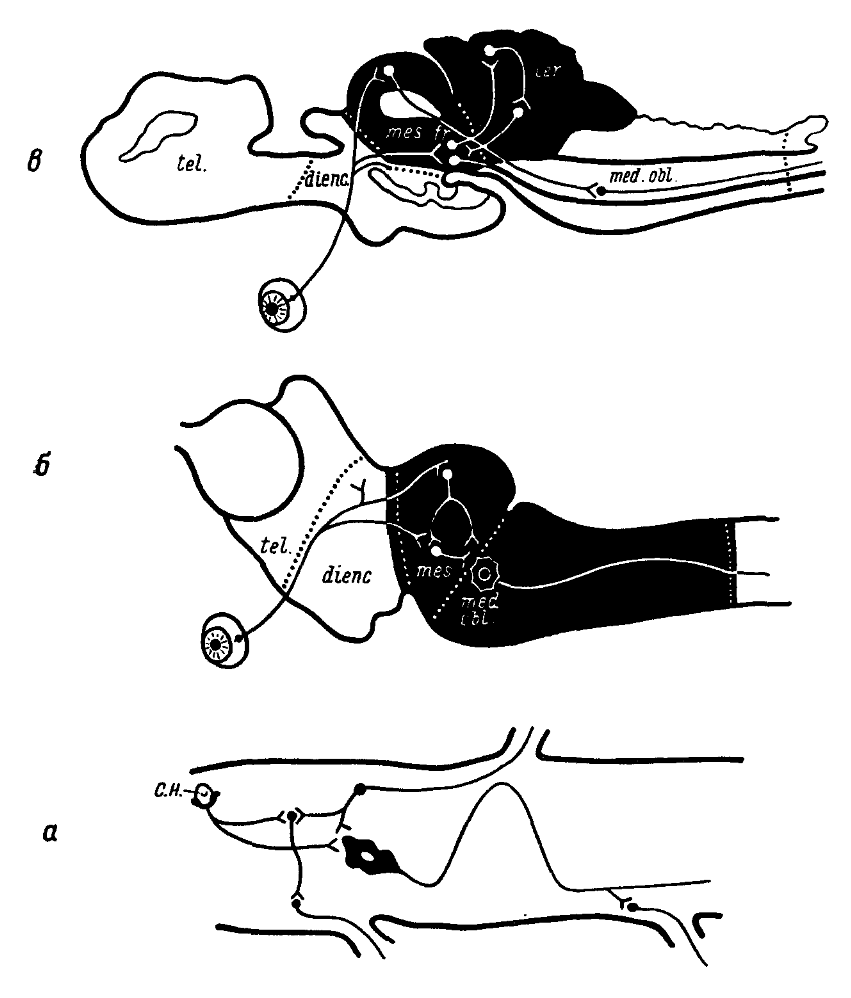


Рис. 45. Этапы развития уровней интеграции в филогенезе позвоночных (Карамян, 1976).

а — бесчерепные (ланцетник), спинальный уровень интеграции (*в центре* — гигантская клетка Родэ с аксоном, обеспечивающим нисходящие связи); *б* — круглоротые (минога), бульбомезэнцефальный уровень интеграции; *в* — пластиножаберные рыбы (акула), мезэнцефалоцеребеллярный уровень интеграции; *г* — рептилии (черепаха), диэнцефалотелэнцефальный уровень интеграции; *д* — насекомоядные (еж), стриокортикальный уровень интеграции; *е* — приматы (обезьяна), неокортикальный уровень интеграции. *cd.* — cortex dorsalis; *cer.* — cerebellum; *С. Н.* — глазок Гесса; *c. front.* — cortex frontalis; *c. occ.* — cortex occipitalis; *c. par.* — cortex parietalis; *dienc.* — diencephalon; *fr.* — formatio reticularis; *g. l.* — n. geniculatus lateralis; *l. p.* — n. lateralis posterior; *med. obl.* — medulla oblongata; *mes.* — mesencephalon; *n. c.* — neocortex; *pul.* — pulvinar; *str.* — striatum; *tel.* — telencephalon; *th. d.* — thalamus dorsalis. На схеме показаны только зрительные афферентные проекции. Относительные размеры мозга разных животных не соблюдены.

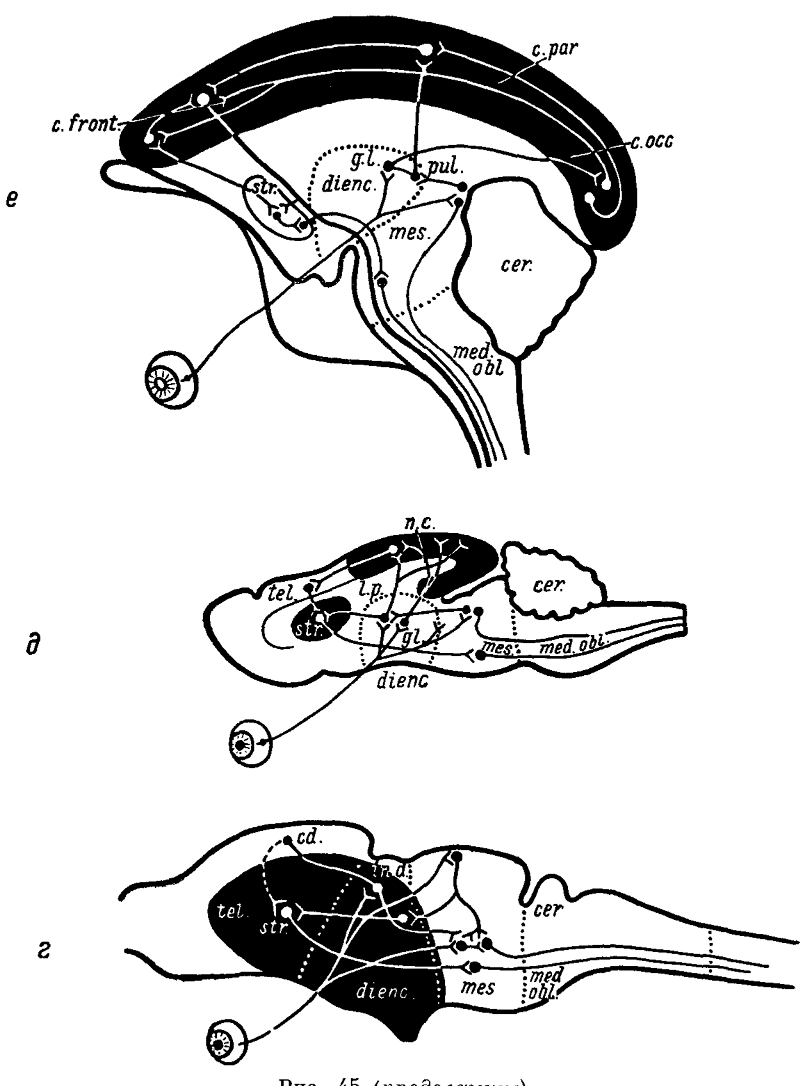


Рис. 45 (*продолжение*).

щих. Это обеспечивает возможность осуществления сложных поведенческих актов. В процессе обучения обезьяны не теряли способности к осуществлению ранее выработанных условных рефлексов и при этом совершали некоторые поведенческие акты без предварительного обучения. Их исследовательская деятельность развита чрезвычайно сильно. В процессе обучения они активно применяют метод «проб и ошибок». Выработанные двигательные условные рефлексы очень прочные и сохранялись несмотря на неоднократные длительные интервалы в опытах: 50, 75, 120,

365 дней. При этом наблюдались лишь единичные ошибки в правильном выборе подкрепляемого сигнала. Вся сложная последовательность двигательных пищедобывательных условных рефлексов осуществлялась без каких-либо нарушений. Эта особенность условнорефлекторной памяти является отличием приматов от других позвоночных животных, у которых при длительных интервалах в опытах наблюдались нарушения как зрительной дискриминации, так и выполнения последовательности сложных двигательных навыков. У обезьян хорошо развита способность к вероятностному прогнозированию. Это выражается в «максимизации» пищедобывательного поведения при разных соотношениях вероятностей пищевого подкрепления при предъявлении как простых, так и сложных задач. Обезьяны быстро усваивали программу каждого опыта и переносили следы прежнего обучения на следующий опыт. Лобными и теменными областями ассоциативного неокортекса у обезьян осуществляются высшие функции мозга. При этом лобная ассоциативная кора принимает значительное участие в организации сложных программ целенаправленного двигательного поведения, вероятностного прогнозирования, памяти, мотивации, врожденных форм нервной деятельности: коммуникаций и эмоциональных исследовательских реакций. Теменная ассоциативная кора принимает участие в организации сложных целенаправленных движений, восприятии «схемы тела», правильной ориентировке в пространстве, эмоциональных и ориентировочно-исследовательских формах поведения (Малюкова, 1981, 1983).

Таким образом, в ходе эволюционных преобразований мозга устанавливается строгая корреляция между степенью специализации в структурах ЦНС, свойствами условнорефлекторной деятельности и характеристикой способности к фиксации следов выработанных сложных двигательных рефлексов, а также способности к вероятностному прогнозированию, т. е. удержанию в памяти в течение каждого отдельного опыта определенной программы. При наличии малоспециализированных структур мозга образуются более примитивные и менее прочные формы условных рефлексов. По мере дальнейшего развития кортикальных функций мозга и специализации ядерных образований в диэнцефальных структурах, т. е. вычленения архи-, палео- и неокортекса, возникает возможность образования более сложных форм условных рефлексов и одновременно с этим более прочной условнорефлекторной деятельности. И наконец, у высших животных в связи с интенсивным развитием новой надстройки — ассоциативной таламокортикальной системы — рефлекторные акты не ограничиваются рамками обычных понятий условных рефлексов (Карамян, Малюкова, 1979). Эволюция функций переднего мозга в филогенезе позвоночных, начиная от низших представителей — круглоротых до высших организмов — приматов, и степень участия этих мозговых структур в организации поведения коррелирует с этапами развития интегративной деятельности мозга позвоночных.

ЛИТЕРАТУРА

Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. М., 1976. 279 с.

Адрианов О. С., Молодкина Л. Н. Влияние разрушения лобной и теменной областей неокортекса на способность к экстраполяционной задачи у собак. — Журн. высш. нервн. деят., 1979, т. 29, с. 537—542.

Асратян Э. А., Алексанян А. М. Материалы по условным рефлексам у черепах. — Физиол. журн. СССР, 1933, т. 16, с. 451—456.

Бару А. В. Временные связи у круглоротых и рыб. — В кн.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л., 1955, с. 92—100.

Бакурадзе А. Н., Нинейшвили Т. Л. О роли префронтальной коры головного мозга в явлении памяти у низших обезьян. — В кн.: Нейрофизиологические основы памяти. VII Гагрские беседы. Тбилиси, 1979, с. 262—279.

Батуев А. С. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. Л., 1973а. 126 с.

Батуев А. С. (ред.). Эволюция функций теменных долей мозга. Л., 1973б. 235 с.

Батуев А. С. Эволюция интегративной деятельности мозга млекопитающих. — В кн.: Эволюционная физиология. Л., 1979, ч. I, с. 146—197 (Руководство по физиологии).

(*Батуев А. С., Карамян А. И., Пирогова А. А., Демьяненко Г. П., Малюкова И. В.*) *Batuev A. S., Karamijan A. I., Pirogov A. A., Demijanenko G. P., Maljukova I. V.* Structural and functional characteristics of the Hedgehog polysensory cortical zone. — Nourosci. Lett., 1980b, vol. 1, p. 15—25.

Батуев А. С., Карамян А. И., Пирогов А. А., Демьяненко Г. П., Малюкова И. В. Структурная и функциональная характеристика ассоциативной зоны коры мозга ежей. — Усп. совр. биол., 1980а, т. 89, с. 449—460.

Батуев А. С., Пирогов А. А., Орлов А. Ю. Участие лобных долей в интегративной деятельности мозга обезьян *Maccaca mulata*. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1978, т. 14, с. 144—150.

Белехова М. Г. Таламотелэнцефальная система рептилий. Л., 1977. 217 с.

Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974. 211 с.

Беритов И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. Тбилиси, 1986. 136 с.

Бианки В. Л. Эволюция парной функции мозговых полушарий. Л., 1967. 210 с.

Веселкин Н. П. Развитие афферентных систем головного мозга на ранних этапах филогенеза позвоночных: Автореф. дис. . . . докт. мед. наук, Л., 1974. 38 с.

Веселкин Н. П., Ковачевич Н. Необонятельные афферентные проекции конечного мозга пластиножаберных рыб (скаты — *Dasyatis pastinaca*, *Raja clavata*, *Torpedo ocelata* и акулы — *Scyllium canicula*). — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1973, т. 96, с. 585—594.

Воронин Л. Г. Филогенетическая эволюция условнорефлекторной деятельности. М., 1970, ч. I, с. 473—506 (Руководство по физиологии).

Воронин Л. Г. Эволюция высшей нервной деятельности. М., 1977. 128 с.

Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1965. 325 с.

Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. — Избр. тр. М.; Л., 1950, т. 3. 319 с.

Карамян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга. Л., 1956. 236 с.

Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970. 304 с.

Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976. 254 с.

Карамян А. И. Эволюция интегративной деятельности мозга домлекопитающих. — В кн.: Эволюционная физиология. Л., 1979, ч. I, с. 81—146 (Руководство по физиологии).

Карамян А. И. Иван Михайлович Сеченов и эволюционная нейрофизиология. — Л., 1980. 112 с.

(*Карамян А. И., Веселкин Н. П., Агаджан А. Л.*) *Karamian A. I., Veselkin N. P., Agajan A. L.* Electrophtsiological and behavioral studies of the optic tectum in cyclostomes. — In: Comparative neurology of the optic tectum. — New York; London, 1984, c. 15—33.

Карамян А. И., Малюкова И. В. Особенности хранения следов условных реакций у различных представителей позвоночных. — В кн.: Нейрофизиологические основы памяти. VII Гагрские беседы. Тбилиси, 1979, с. 231—246.

Кононова Е. П. Лобная область большого мозга. Л., 1962. 176 с.

Константинова М. С., Поленов А. Л. Распределение биогенных аминов в мозгу ланцетника *Branchiostoma lanceolatum*. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1980, т. 16, с. 612—615.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977. 270 с.

Лагутина Н. И. К эволюции лобных отделов коры головного мозга. — В кн.: Эволюция, экология и мозг. М.; Л., 1972, с. 73—80.

Лагутина Н. И., Джалагония Ш. Л. О роли теменной области коры больших полушарий в двигательных пищевых условных рефлексах обезьяны. — Журн. высш. нерв. деят., 1964, т. 14, с. 789—790.

Лурия А. Р. Лобные доли и регуляция поведения. — В кн.: Лобные доли и регуляция психических процессов. М., 1966, с. 7—38.

Малюкова И. В. Изучение сложных форм поведения в ряду позвоночных. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1978, т. 14, с. 151—158.

Малюкова И. В. Эволюция сложных форм поведения у позвоночных: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1981. 52 с.

Малюкова И. В. Основы структурно-функциональной организации сложных форм поведения в ряду позвоночных. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1983, т. 19, с. 461—467.

Малюкова И. В., Ракич Л., Ковачевич Н. Особенности двигательных условных реакций у пластиножаберных и костистых рыб в условиях свободного поведения. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1979, т. 15, с. 590—595.

Меницкий Д. Н., Трубачев В. В. Информация и проблемы высшей нервной деятельности. Вероятность и условный рефлекс. Л., 1974. 224 с.

Очинская Е. И., Рубцова Н. Б. Реакция экстраполяции при разрушении дорсальной коры переднего мозга черепахи. — Журн. высш. нерв. деят., 1976, т. 26, с. 626—631.

Рубцов Н. Б. Физиологический анализ сложной формы поведения (реакции экстраполяции) у черепах: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1980. 35 с.

Сафаров Х. М. Выяснение значения переднего мозга на образование условных рефлексов у степных черепах. — Изв. АН Тадж. ССР, 1979, т. 1, с. 102—105.

Сергеев Б. Ф. Эволюция ассоциативных временных связей. Л., 1967. 250 с.

Симонов П. В. Теория отражения и психофизиологии эмоций. М., 1970. 240 с.

Сихарулидзе Н. И. О функциях мозжечка и переднего мозга в поведении черепах. — ДАН СССР, 1972, т. 205, с. 1258.

Соллертинская Т. Н., Дустов С. Б. Роль таламических и гипоталамических образований в регуляции условнорефлекторной деятельности мозга у насекомоядных и грызунов. — В кн.: XXVII Всесоюз. совещ. по пробл. высш. нерв. деят.: Тезисы и реф. докл. Л., 1983, с. 189.

Суворов Н. Ф. Стриопаллидарная система и поведение. Л., 1980. 280 с.

Урманчеева Т. Г., Панина П. С., Андрианов О. С., Оржеховская Н. С. Высшая нервная деятельность обезьян после удаления различных территорий лобной области коры. — В кн.: Локализация и организация церебральных функций: Матер. междунар. симпоз. М., 1978, с. 166—168.

Фанарджан В. В. О рефлекторной деятельности миног. — В кн.: Проблемы сравнительной физиологии нервной деятельности. Л., 1958, с. 95—105.
Фейгенберг И. М., Леви В. Л. Вероятностное прогнозирование и экспериментальное исследование его при патологических состояниях. — Вопр. психол., 1965, № 5, с. 22—40.
Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия большого мозга рептилий. М., 1963. 243 с.
Фирсов Л. А. Память у антрапоидов. Физиологический анализ. Л., 1972. 231 с.
Хананашвили М. М. Экспериментальная патология ВНД. М., 1978. 368 с.
Хабасов Т. А. Нейрофизиология связей коры больших полушарий приматов. М., 1978. 205 с.
Черкес В. А. Базальные ганглии. — В кн.: Общая и частная физиология нервной системы. Л., 1969, с. 387—401.
Эльдарова А. Л., Сихарулидзе Н. И. К изучению поведения черепах (*Emys orbicularis* и *Emys caspica*). — ДАН СССР, 1968, т. 182, с. 237—248.
Aronson L. R., Aronson F. R., Clark E. Instrunyal couditioning and light-dark discrimination in young nurse sharks. — Bull. mar. Sci., 1967, vol. 17, p. 249—256.
Bass A. H., Pritz M. B., Northcutt R. Effects of telencephalic and tectal ablations on visual behavior in the side-naked turtle, Podochemis inifillis. — Brain. Res., 1973, vol. 55, p. 455—460.
Bitterman M. N. Phyletic differences in learning. — Amer. Psychol., 1965, vol. 20, p. 396—410.
Cambell C. B. Correlative physiology of nervous system. London, 1965. 260 p.
(*Chauvin R.*) *Шовен Р.* Поведение животных. М., 1972. 487 с.
Divac I. Neostriatum and functions of prefrantal cortex. — Acta neurobiol. exp., 1972, vol. 32, p. 461—477.
Graeber R. C., Ebbesson S. O. S. Visual discrimination learuing in nurse sharks. — J. Comp. Biochem. and Physiol., 1972, vol. 42-A, p. 131—139.
Graeber R. C., Schroeder D. M., Jan J. A., Ebbesson S. O. E. Visual discriminations following partial telencephatic ablations in the hurse shark (*Ginglymastoma cirratum*). — J. Comp. Neurol., 1978, vol. 180, p. 325—334.
Granda A. M. Summary and couclusion. — Brain, Behav. and Evol., 1972, vol. 5, p. 264—273.
Heilmann K. M., Paudya D. N. Ceschnind Trimodal inattention following parietal lobe ablations. — Trans. Amer. Neurol., Assoc., 1970, vol. 95, p. 299—312.
Herrick C. J. The brain of tiger salamander. Chicago, 1948. 408 p.
Holmes P. A., Bitterman M. E. Spatial and visual habit reversal in the turtle. — J. Comp. and Physiol., 1966, vol. 62, p. 328—331.
Hyvärinen J. Function of cells in the parietal associat area 7. — Exp. Brain Res., 1976, Suppl. I, p. 455—458.
Jin Tom C. T. The parietal lobe and visual attention. — J. Psychiat. Res., 1978, vol. 14, p. 261—266.
Kappers A. C. V., Huber G. C., Crosby E. G. Comparative anatomi of the nervuos system of vertebrates, including man. New York, 1936, vol. 2, p. 856—1845.
(*Pribram K.*) *Прибрам К.* Современные исследования функций лобных долей мозга у обезьяны и человека. — В кн.: Лобные доли: регуляция психических процессов. М., 1966, с. 117—133.
Leinonen L. M., Hyvärinen J. C. Functional dafferentation within the parietal associative cortex of the monkeys. — Neirosci Lett., 1978, Suppl. 1, p. 346.
Morlock H. C. Beavior following ablation of the dorsal cortex of turtles. — Brain, Behav. and Evol., 1972, vol. 5, p. 256—263.
Northcutt R. G. Elasmobranch central nervous system. Organization and its possible evolutionary significance. — J. Amer. Zool., 1977, vol. 17, p. 411—429.
Shyder H., Diamond J. T. The organization and Function of the visual cortex in tree shrew. — Brain, Behav. and Evol., 1968, vol. 1, p. 244—288.
Ward J., Masterton B. Encephalization and visual cortex in the tree shrew (*Tupaia glis*). — Brain, Behav. and Evol., 1970, vol. 3, p. 421—427.

Глава 7

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ПОВЕДЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Одной из характерных особенностей современной биологии служит все возрастающий интерес к изучению поведения животных. По сравнению с позвоночными животными закономерности формирования поведения беспозвоночных значительно менее изучены. Причем сказанное относится прежде всего к изучению их ВНД. Значительное отставание в изучении функциональных механизмов приобретенного поведения у беспозвоночных животных, на наш взгляд, может быть объяснено по крайней мере тремя основными причинами. Во-первых, трудностью содержания многих животных в лабораторных условиях; во-вторых, трудностью создания адекватных методик исследования и методов объективной регистрации поведения; и, в-третьих, тем, что физиологи, занимающиеся исследованием поведения беспозвоночных, далеко не всегда обладают знаниями, позволяющими свободно выбирать необходимые для изучения объекты (Тушмалова, 1973).

Заметим сразу, что в филогенетическом ряду беспозвоночных наиболее изученными оказались насекомые и моллюски по сравнению с более «простыми» организмами. Так, для моллюсков и насекомых наиболее актуальной задачей является определение степени сложности механизмов приобретенного поведения, в то время как для низших беспозвоночных необходимо вновь и вновь доказывать, что они способны к накоплению индивидуального опыта — обучению.

Возросший в последние годы интерес к поведению беспозвоночных животных обусловлен несколькими факторами, определяющими теоретическое и практическое значение изучения их поведения: 1) значением поведенческих характеристик в таксономии животных; 2) необходимостью учитывать особенности поведения при биологической характеристике вида при решении различных практических проблем (гидробиологических, природоохранительных и т. д.); 3) изучение поведения беспозвоночных позволяет получать более простые модели поведения для дальнейшего исследования нейрофизиологических, нейрохимических, в частности макромолекулярных, механизмов, определяющих

поведение; 4) в связи с проблемами эволюции при определении роли поведения как одного из факторов микроэволюции.

И наконец, факты, полученные при исследовании поведения беспозвоночных, представляют определенный методологический интерес, пополняя наши представления о конкретных формах отражения.

При рассмотрении физиологических механизмов, лежащих в основе приобретенного поведения беспозвоночных, основное внимание мы сосредоточили на характеристике современного состояния вопроса, не ставя своей целью освещать историю изучения поведения.

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМАХ ПОВЕДЕНИЯ ПРОСТЕЙШИХ

Об условных рефлексах простейших. Рассмотрение оригинальных экспериментальных исследований, посвященных выработке у простейших условных рефлеков, убеждает в чрезвычайно разноречивой трактовке результатов. Обзору таких работ посвящен ряд публикаций, отражающих взгляды биологов зоологического и физиологического профилей (Коган, 1963; Воронин и др., 1967; Серавин, 1969, 1978; Hamilton, 1975; Тушмалова, 1980). Исследователи, иллюстрирующие возможность выработки условных рефлексов у простейших, чаще всего останавливаются на опытах Н. Н. Тимофеева (1958) и серии работ Гельбера (Gelber, 1956, 1958). Рассмотрим детально эти эксперименты, чтобы показать, что их результаты могут иметь иное объяснение, если учесть некоторые особенности ресничных инфузорий. Н. Н. Тимофеев проводил опыты на инфузориях в камере размером 10×4 мм, разделенной пополам, в каждой из половин были вмонтированы платиновые электроды. Условным раздражителем служил свет, безусловным — электрический ток (50 Гц, 1—2 В). Выработка условного рефлекса заключалась в том, что инфузории «учились» только в ответ на изолированное действие света не заплывать в ту часть камеры, где давался удар электрического тока. Объясняя результаты опытов, автор акцентирует внимание на двигательных реакциях инфузорий, считая, что выработка условных реакций определяется «количеством, а возможно, и качеством самой двигательной активности», не раскрывая этого понятия. Однако опыты Н. Н. Тимофеева можно объяснить, исключая возможность формирования временных связей. Известно, что многие инфузории в ответ на различные вредные воздействия внешней среды выстреливают трихоцисты. Эту реакцию можно классифицировать как врожденную, безусловно-оборонительную — сигнал «опасности» для других особей. В опытах Н. Н. Тимофеева таким «оборонительным» раздражителем был электрический ток. Формирование «условного рефлекса» во времени (постепенность выработки) на самом деле может быть следствием постепенного диффундирования относительно небольшого количества трихоцист

по объему камеры. Экспериментально показано, что выстреливание трихоцист происходит в ответ на непосредственное действие различных кислот, щелочей, механических воздействий и электрического тока (Prosser, Brown, 1967).

Таким образом, результаты опытов Н. Н. Тимофеева не могут служить доказательством способности простейших вырабатывать условные рефлексы.

Часто как доказательство выработки у простейших условных рефлексов приводят серию работ Гельбера по выработке у инфузорий *Paramecium aurelia* пищевых условных рефлексов. В связи с принципиальной важностью физиологической оценки этих работ в плане обсуждаемой проблемы остановимся подробно на рассмотрении результатов этих работ. Опыты проводились следующим образом. Стерильная платиновая проволока длиной 7.6 см с диаметром кончика 0.5 мм располагалась в середине стеклянной экспериментальной лунки под углом 85° к горизонтали. Поднимание и опускание проволоки осуществлялось с помощью специального рубильника. В контрольных экспериментах было показано, что погружение проволоки в нативную культуру на 3 мин приводит к скоплению на ней 1—2 инфузорий. При обучении проволоку опускали в лунку с голодными инфузориями на 15 с с интервалами в 25 с (время отсчитывали фотографическим хронометром).

Каждое третье опускание проволоки подкреплялось пищей (опускалась проволока с нанесенными бактериями). В контрольных экспериментах не было обнаружено изменений в количестве животных, что исключило возможное объяснение увеличения числа животных у проволоки за счет простого изменения двигательной активности инфузорий.

Однако в этой работе не обнаружено воздействия обучения с подкреплением, что, по мнению автора, может быть объяснено слабой или замедленной реакцией животных на эффект опускания проволоки. Хотя такое объяснение автора и не лишено основания, более вероятной причиной нам кажется нарушение процедуры выработки условных рефлексов: слишком большие интервалы между сочетаниями (оптимальные условия частоты вообще специально не изучались) и непериодичность подкрепления (лишь третье предъявление иглы сочеталось с пищей).

В дальнейшем Гельбером было показано, что выработанная реакция инфузорий — прилипание «дрессированных» животных к к стерильной проволоке — сохраняется до 3 ч.

Был продемонстрирован эффект, аналогичный угасанию у трех групп культур *P. aurelia*, обученных по описанной методике, через 2 ч проверялось сохранение обучения. Группы перед началом проверки получили разное количество испытаний без подкрепления: группа 1 — 10 испытаний, группа 2 — 5, группа 3 — не получала совсем. Оказалось, что через 2 ч после дачи проб группа 3 показала количество ответов, превышающее остальные группы. Группы без обучения (контрольные) дали «нулевые» от-

веты. Эти опыты, без сомнения, подтверждают пластичность поведения инфузорий. Однако они, как и предыдущие эксперименты автора, не дают (в силу особенностей используемой методики) ответа на природу физиологических механизмов, лежащих в основе наблюдаемого явления. Отмеченное угасание на самом деле могло развиваться по механизму привыкания к отсутствию пищевого раздражителя, что исключает условнорефлекторную природу явления.

В этой связи заслуживают внимания опыты Катца и Детерлайна (Katz, Deterline, 1958), которые использовали методику Гельбера с дополнительными контрольными экспериментами и показали, что после перемешивания жидкости в лунке с бактериями «дрессированные» бактерии не оседают на поверхности стерильной проволоки на дне лунки. В другом опыте авторы на дне лунки с голодными парамециями вносили с помощью платиновой проволоки небольшое количество бактерий. Повторив методику выработки условных рефлексов у инфузорий *P. aurelia*, они использовали только стерильную платиновую проволоку. Результаты достоверно опровергали опыты Гельбера: были получены такие же данные, как и в случае с проволокой, покрытой предварительно бактериями (инфузории без «обучения» собирались на поверхности стерильной проволоки).

Таким образом, результаты опытов Гельбера, на наш взгляд, могут свидетельствовать лишь о способности инфузорий четко реагировать на пищевое раздражение или, возможно, на изменение среды, вызванное присутствием бактерий.

Привыкание простейших. У организмов, лишенных нервной системы, могут быть более простые (неусловнорефлекторные) формы приспособительного поведения. Примером элементарного механизма накопления индивидуального опыта служит привыкание (Thorp, 1964). Под привыканием понимают прекращение реакции на постоянно действующий биологический раздражитель. Л. Г. Воронин (1968, 1969, 1972) относит привыкание простейших к несигнальной форме индивидуального приспособления. К одной из первых работ по выработке привыкания у простейших принадлежат опыты Данича (Danisch, 1921) на сувойках (*Vorticella nebulivera*). Автор исследовал привыкание к механическому раздражению у инфузорий. Критерием привыкания служило прекращение сокращения стебелька сувойки в ответ на раздражение. О динамике привыкания судили по количеству сокращений, необходимых для отсутствия сокращения. В работе получена зависимость скорости выработки привыкания от силы механического раздражения (табл. 7).

Из табл. 7 видно, что привыкание вырабатывалось тем быстрее, чем меньше была сила используемого механического раздражителя.

Позднее закономерности привыкания у простейших изучал Кинастовский. Им было подробно изучено влияние механического раздражения на сокращение инфузорий (Kinastowski, 1963a, 1963b). Автор в качестве механических раздражителей использо-

вал свободно капающую каплю и специальный прибор, вызывающий вибрацию экспериментального сосуда. Оказалось, что оптимальными условиями для развития привыкания служит сила раздражителя от 400 до 1600 эрг, частотой 10 и 15 раз/мин. Раздражение с большей силой (20000 эрг) не приводит к уменьшению числа сокращений, а может вызывать судорожное состояние и летальный исход. Действие раздражителя оптимальной силы с частотой 1 раз в 1 мин не снижало числа сокращений во времени. Полное прекращение реакций в ответ на механическое раздражение в оптимальных условиях опыта наступало через 13—20 мин.

В опытах Кинастовского животные с выработанным привыканием отвечали на сигнал другой модальности и на сигнал этой же модальности, но большей силы, что отличало полученный феномен от утомления. В аспекте рассматриваемых работ представляют интерес опыты А. Б. Когана (1963, 1964) на сувойках. Была показана способность этих инфузорий сокращаться в ответ на механическое раздражение — падение на предметный столик маленького свинцового шарика с высоты 3 см. Оказалось, что если к телу сувойки подвести стеклянную палочку так, чтобы выпрямление стебелька осуществлялось только на 3/4 его длины, то инфузории могут изменять свое поведение (замедление выпрямления стебелька, сокращение длины при выпрямлении) и, что особенно важно, сохранять эти изменения некоторое время после прекращения раздражения — удаления палочки. Автор опытов называет такую форму поведения своеобразной приспособительной реакцией. Отсутствие условного сигнала делает невозможным предположение об условнорефлекторном механизме формирования следовых реакций в этом случае. Можно предположить, что у сувоек вырабатывалось привыкание к модифицированному сокращению.

Таблица 7

Зависимости скорости выработки привыкания у сувойки от силы механического раздражения

Сила механического раздражения, эрг	Количество сокращений, необходимое для получения 1 го нуля
500	9
1000	15
1500	40
2000	После более 420 сокращений привыкания не было

Влияние различных факторов на выработку привыкания у инфузорий спиростом исследовал Аппельвайт (Applewhite, Morowitz, 1967; Applewhite, 1968a, 1968b; Applewhite, Stuart, 1969a, 1969b). В опытах Аппельвайта изучалось привыкание к вибрационному раздражению на популяциях из 60—100 инфузорий. Вибрационный раздражитель подавался каждые 4 с (падение груза с силой в 70 условных единиц). Критерием привыкания служило отсутствие сокращений на три раздражения подряд (использовалась фоторегистрация). Сохранение выработанного привыкания проверялось через 15 и 30 с после окончания опытов. В про-

цессе опытов выявилась зависимость привыкания от температуры: при проверке сохранения привыкания через 15, 30, 60 и 90 с при температурах +15, +25 и +37 °С оказалось, что более быстрое забывание (больший процент сократившихся инфузорий) наблюдается при температуре 37 °С.

Известно, что среда культивирования простейших может оказывать влияние на некоторые показатели функционального состояния животных (биение ресничек, изменение вязкости протоплазмы и т. д.). Поэтому особый интерес представляют эксперименты Аппельвайта и сотрудников (Applewhite et al., 1969) по изучению влияния на привыкание ионов металлов. Оказалось, что предварительное 15-минутное содержание инфузорий в растворах хлоридов калия и натрия (в концентрации от 0.5 до 0.005 моль/л), а также кальция, магния и марганца (в концентрации от 0.25 до 0.0025 моль/л) не повлияло на выработку и сохранение привыкания, а воздействие ионов магния оказалось ярко выраженным. В этих опытах о динамике привыкания судили по первой, средней и последней парам раздражений, а сохранение проверялось через 30 и 120 с после воздействия последнего раздражения. Двигательная активность «магниевых» инфузорий при этом не изменялась. Одним из предполагаемых механизмов влияния магния на привыкание авторы считают активирование этим ионом некоторых энзимов.

Интересные данные получены Аппельвайтом и соавторами (Applewhite et al., 1969) при изучении клеточной локализации феномена привыкания. После выработки привыкания животных разрезали пополам и вновь отдельно обучали переднюю и задние части. Оказалось, что для принятого критерия выработки (отсутствие реакции до трех нулей подряд) понадобилось примерно одинаковое число механических стимулов. Анализ полученных фактов позволяет согласиться с мнением авторов работы о том, что привыкание не является следствием утомления, повреждения или местной адаптации.

Изучение роли макронуклеуса в процессе привыкания продемонстрировало отсутствие различий в динамике выработки этой реакции у половинок инфузорий, содержащих ядро и лишенных его, что позволило автору высказать предположение о локализации памяти клетки в цитоплазме.

Оценивая серию работ Аппельвайта и сотрудников по изучению привыкания у ресничных инфузорий, необходимо отметить, что они вырабатывали нестойкие реакции (отсутствие реакции на три последовательных стимула), которые при оценке динамики выработки могут быть определены как первые признаки формирования привыкания, но не как прочно выработанная реакция.

Основные закономерности выработки привыкания у *Stentor coeruleus* были изучены Вудом (Wood, 1970, 1972). У животных вырабатывалось привыкание к механическому раздражению. При постоянной частоте раздражения увеличение силы сигнала замедляло скорость выработки привыкания; в опытах с постоянной

силой тока привыкание вырабатывалось тем медленнее, чем реже давался сигнал; при очень сильных раздражениях привыкание не вырабатывалось совсем. Следы привыкания в виде снижения частоты ответов на механические стимулы сохранялись в течение 3 ч.

Несомненным достоинством опытов Вуда служит использование им теста на «растормаживание» как одного из существенных показателей наличия или отсутствия обучения в такой элементарной форме, каким является привыкание. Оказалось, что привыкание, выработанное на механический стимул с силой в 0.04 усл. ед., не растормаживается после однократного раздражения большей силы (0.12 усл. ед.) или после подпорогового раздражения электрическим током. По мнению автора, неспособность к растормаживанию служит единственным отличием свойств привыкания одноклеточных организмов от высших животных.

Оригинальную форму обучения у стентора наблюдали Беннет и Френсис (Bennet, Francis, 1972). Критерием обучения служило сокращение времени передвижения стентора в капиллярной трубке, соединенной с относительно большим резервуаром, наполненным водой. При повторении проб с частотой один раз в 60 с время сокращалось от 58 с в первой пробе до 31 с в третьей. Реакция сохранялась примерно на одном уровне в течение 30 мин. Было показано также, что обучение происходит лишь при строгом соблюдении определенных условий опыта — вертикальном расположении капиллярных трубок с внутренним диаметром не более 0.5 мм. В трубках с диаметром 1 и 2 мм обучения не происходило. Авторы приходят к выводу о том, что изученный вид обучения есть не что иное, как результат привыкания стентора к механическому стимулу. Знакомство с экспериментами Беннета и Френсиса позволяет нам подобное объяснение считать справедливым.

Итак, приведенный материал показывает, что одноклеточные организмы обладают свойством изменять поведение под влиянием различных раздражителей. Эти изменения сохраняются в течение 30—60 мин, а иногда до 3 ч. Сохранение следов от раздражений свидетельствует о способности простейших к накоплению индивидуального опыта.

Наиболее детально вопрос о характерных особенностях функциональных механизмов, определяющих поведение простейших, был исследован в серии работ Н. А. Тушмаловой с сотрудниками (Тушмалова, 1968, 1974, 1977; Тушмалова, Доронин, 1971; Доронин, 1974; Тушмалова, Зазулина, 1977; Доронин, Тушмалова, 1978; Тушмалова, Кузьмичева, 1979). Приступая к изучению привыкания у донервных животных на примере привыкания *Spirostomum ambiguum* к вибрационному раздражению, авторы поставили своей целью прежде всего ответить на вопрос: в какой степени привыкание простейших соответствует понятию приобретенное поведение, выработанному в опытах на позвоночных животных и высших беспозвоночных. Были изучены такие свойства привыкания, как тренированность, растормаживание, ин-

формационная значимость интервалов между раздражениями, зависимость выработки этого феномена от исходного функционального состояния и возраста животных. По динамике реакции привыкания всех животных можно отнести к двум группам. В первой группе привыкание было относительным и заключалось лишь в уменьшении числа сокращений в единицу времени. Во второй группе животных реакция была абсолютной — в ответ на раздражение сокращения отсутствовали. Первое проявление привыкания отмечено после 1—10 мин; отсутствие сокращений до 10 нулей подряд — после 13—47 мин. Как показал анализ экспериментальных данных, оптимальными следует считать сигналы, действующие через промежутки времени, сравнимые с рефрактерными периодами (около 5 с), а по силе — с порогом сокращения инфузорий. Быстрее всего привыкание развивается при действии сигнала через 7 с. При увеличении интервала между раздражениями увеличивается время, необходимое для достижения 100 %-ного угашения реакции. Однако реакция вырабатывалась и при сигнале, действующем значительно реже — через 1 мин: в этих случаях феномен развивался значительно медленнее (рис. 46).

Привыкание вырабатывалось и при раздражении 1—9 раз в минуту. Однако для достижения критерия 10 нулей требовалось значительно больше времени (до 50 мин). Наиболее четко значение временнóго интервала в динамике выработки привыкания было продемонстрировано в опытах с применением раздражителей в аритмическом режиме, по случайному закону, отмечалось замедление в выработке привыкания при аритмическом режиме раздражения. Как и у более высокоорганизованных животных, у инфузорий были выявлены индивидуальные отличия в динамике привыкания (рис. 47). У животных с выработанным привыканием в 100 % сохранялась реакция на сигнал другой модальности и более сильный сигнал этой же модальности, что отличает изучаемый феномен от утомления. Условия, при которых наблюдалось утомление инфузорий, резко отличались от условий выработки привыкания. Нереагирование на сигнал любой силы и частоты — утомление — развивалось в результате длительной стимуляции инфузорийй до 3—4 ч с частотой раздражения 1 раз в 1 с и силой, превышающей пороговую в 4—5 раз.

При изучении ультраструктурных изменений инфузорий в процессе привыкания также обнаружены разнонаправленные сдвиги при привыкании и утомлении в ядрышке макронуклеуса. Так, привыкание сопровождалось активацией ядрышка — увеличением синтеза рибосомной РНК. При утомлении наблюдалось резкое снижение синтеза рибосомной РНК.

Анализ результатов показал, что привыкание к вибрационному раздражителю может быть отнесено к категории явлений, характеризующих следовые процессы, т. е. к памяти. Неясным оставался вопрос о том, в какой степени следовые явления одноклеточных обладают свойствами, общими с другими более высокоорганизованными животными. Одним из критериев приобретен-

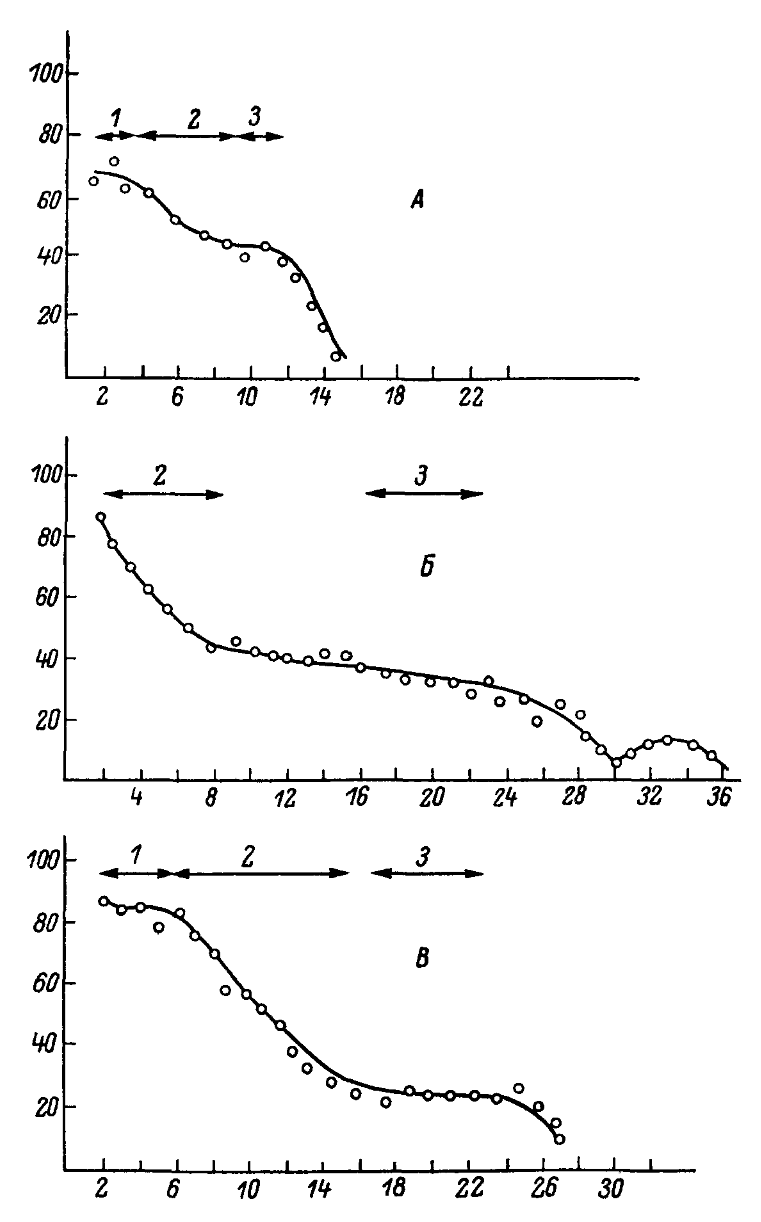


Рис. 46. Динамика привыкания инфузорий при действии трех различных сигналов (по: Тушмалова, Доронин, 1971).

По оси ординат — число ответных реакций, %; *по оси абсцисс* — время, мин. *1—3* — фазы развития привыкания. *А* — интервал между раздражениями 7 с, *Б* — 10 с, *В* — 15 с.

ности (выработанности) реакции служит способность к растормаживанию. Использование приема растормаживания привыкания показало, что эта реакция никогда не восстанавливается при действии экстренных раздражителей более слабых, чем агент, на который было выработано привыкание. При действии же раздражителей большей силы, чем индифферентный, растормаживание носило случайный характер. Воздействия стимулами другой модальности (электрический ток, культуральная среда, насыщенная кислородом или углекислотой) не дали положительных результатов. Эффект растормаживания привыкания был отмечен лишь при действии очень сильного раздражителя — пищевого, т. е.

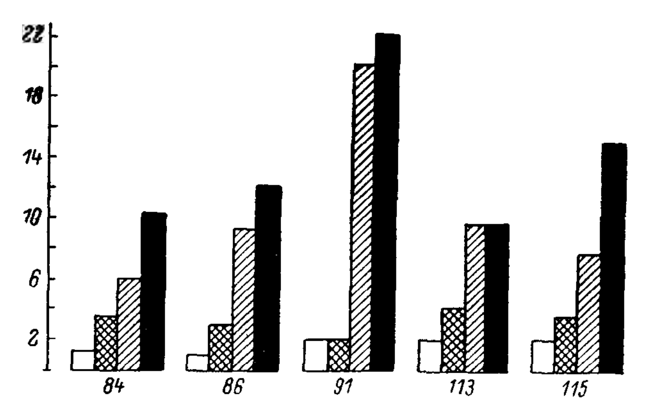


Рис. 47. Динамика выработки привыкания у отдельных инфузорий (по: Тушмалова, 1972).

По оси ординат — время, мин; *по оси абсцисс* — номера инфузорий. *Светлые столбцы диаграмм* — время, необходимое для достижения 1 нуля, *с сетчатой штриховкой* — 3, *с косой штриховкой* — 5, *черные* — 10 нулей.

при внесении в камеру с инфузориями капли бактериальной суспензии. Для выяснения вопроса, какой же из факторов (pH среды или непосредственно бактерии) является действующим, в контрольных экспериментах в камеру вносили каплю прокипяченной суспензии либо фильтрат суспензии бактерий, либо чистый подщелоченный культуральный раствор. Статистически достоверное растормаживание наблюдалось только при использовании капли культуральной среды повышенной щелочности (pH > 8).

Помимо растормаживания важным критерием способности животных формировать следовые реакции является ускорение обучения при неоднократном повторении процедуры обучения — тренированность. У популяции инфузорий привыкание вырабатывалось в течение 20 мин, затем инфузории отсаживались в часовое стекло с культуральной жидкостью. Через 60 мин клетки вновь подвергались воздействию вибрационного раздражителя. Процедура повторялась 5—6 раз. Анализ полученных данных показал, что при первом применении раздражителей (первый опыт) уровень ответов снижается до 35—40 %. По мере повторения опытов до-

стоверно уменьшается вероятность сокращения только на первые раздражители. При 5-й и 6-й повторностях инфузории реагируют на механический стимул с вероятностью, которая не отличается ($P \geqslant 0.9$) от уровня ответов в конце первого опыта. Таким образом, процесс тренированности привыкания у инфузорий выражается только в понижении вероятности сокращения на первые стимулы по мере применения серий раздражителей (при интервале между опытами 60 мин).

Не отмечено прямой зависимости динамики привыкания от уровня спонтанной двигательной активности и пищевой возбудимости: скорость выработки не зависела от числа пищеварительных вакуолей. Однако при длительном голодании привыкание не вырабатывалось. Обнаружена зависимость привыкания от возраста инфузорий и состояния их ядерного аппарата. Оптимальным для формирования привыкания оказался возраст 45—55 ч после деления (примерно 50 % продолжительности жизни). В возрасте 105 ч, когда макронуклеус инфузорий находится в состоянии конденсации (физиологическая реорганизация, по И. Б. Райкову, 1967), привыкание не вырабатывалось.

Говоря о привыкании простейших, важно подчеркнуть, что этот феномен проявляется не только у ресничных инфузорий, но и у более простых одноклеточных — *Amoeba proteus*. Н. А. Тушмалова и И. Л. Кузьмичева (1978, 1979) изучали закономерности формирования привыкания амеб на периодическое предъявление света 800—2000 лк с интервалом в 1—2 мин. Критерием выработки привыкания служило прекращение течения цитоплазмы в ответ на 10 предъявлений света подряд. Как и у ресничных инфузорий, у амеб было выявлено абсолютное привыкание (52.5 %) и относительное — уменьшение числа ответных реакций (47.5 %). Оказалось, что по зависимости скорости выработки привыкания от силы и частоты раздражения этот феномен у амеб сопоставим с таковым у спиростом.

Таким образом, проведенные опыты показали, что приобретенное поведение простейших обладает свойствами, общими с таковыми у животных, имеющих нервную систему, и одновременно несет черты более примитивной организации.

ПОВЕДЕНИЕ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Об условнорефлекторной деятельности кишечнополостных. Вопрос о способности кишечнополостных формировать условные рефлексы в настоящее время остается открытым. Результаты немногочисленных экспериментальных попыток выработки условных реакций у различных видов этого типа до сих пор не дали положительных результатов. Одна из первых работ была предпринята А. А. Зубковым и Г. Г. Поликарповым (1951). Они проводили опыты в часовом стекле и обнаружили, что движения гидры, прикрепленной близко к поверхности воды, совершаются в направлении от поверхности воды, хотя на глубине в ус-

ловиях равномерного освещения наблюдаются движения во всех направлениях; через 60 мин после начала опыта движения в сторону поверхности воды прекращаются. При вторичном повышении уровня воды «выработанная» реакция сохраняется до 3—4 ч, а затем угасает. На основании таких свойств реакции, как угашение при неподкреплении, торможение при действии экстрараздражителей (сотрясение и изменение освещенности), авторы определили наблюдаемую модификацию поведения гидр как выработку условного рефлекса, однако результаты проведенных опытов могут иметь и иные объяснения. Так, Л. М. Чайлахян (1957) объясняет «приобретенность» такой реакции гидр лишь изменением состояния мышечных элементов. Более детальный анализ условнорефлекторной деятельности кишечнополостных дан в работе Л. М. Чайлахяна (1957) на примере опытов с пресноводным полипом. Сочетание света (условный сигнал длительностью от 5 с до 1 мин) с электрическим током — безусловный раздражитель при интервалах от 2 до 3 мин привело к проявлению реакции сокращения животных только на изолированное действие света. При увеличении интервала между условными и безусловными раздражителями до 5—6 мин «условная» реакция отсутствовала. Выявленные закономерности позволили автору заключить, что реакция полипа на свет не условный, а суммационный рефлекс — результат повышения возбудимости животного вследствие суммации следов от предыдущих раздражений электрическим током, под влиянием чего допороговая интенсивность света становилась пороговой.

Нами была проведена серия экспериментов по изучению способности к формированию условнорефлекторной памяти у пресноводной гидры (*Hydra attenuata*). В первых двух сериях опытов (Тушмалова, Симирский, 1977) были исследованы реакции гидр на действие сочетанных раздражителей при попытке выработать пищевые и электрооборонительные условные рефлексы. Условным сигналом служил свет лампы освещенностью в 1000 лк с изолированным действием в течение 30—60 с, на протяжении 30 с совпадающий с безусловным пищевым подкреплением (циклопы). Интервалы между сочетаниями определялись временем заглатывания циклопа и составляли 6—10 мин. Критерием положительной условной реакции было выбрано открывание гипостома в ответ на изолированное действие света. Контролем служили животные, которые ежедневно получали дозированную пищу в отсутствии света, и животные, получающие пищу при непрерывном освещении красным светом. Изменение реакции гидр от сочетания к сочетанию выражалось лишь в том, что свет неспецифически влиял на пищевое заглатывание гидр, изменяя как время от захвата пищи до заглатывания, так и время заглатывания пищи (табл. 8). Ни в одном из опытов условной пищевой реакции в ответ на изолированное действие света не наблюдалось.

Во второй серии опытов условным сигналом служила вибрация частотой 60 Гц с длительностью импульса 3—6 с, безусловным —

постоянный электрический ток (15 В), подаваемый в виде импульсов длительностью 0.5—3 с. Критерием выработки условного рефлекса была реакция сокращения тела при допороговой вибрации. Для исключения суммации разномодальных раздражителей интервал между сочетаниями был увеличен до 3 мин. Увеличение числа сочетаний до 100—200 не привело к снижению порога вибрации.

В третьей серии опытов (Тушмалова, Устинова, 1978, 1979) была изучена возможность выработки химического оборонительного условного рефлекса на свет у гидр. Опыты проводились

Таблица 8

Выработка *Hydra attenuata* пищевых условных рефлексов на сочетание света и пищи (средние данные по 6 животным)

День опыта	Время от захвата до заглатывания пищи, мин	Время заглатывания пищи, мин
	«Активный контроль»	
1-й	2.1±1.7	4.9±1.1
2-й	2.3±0.5	5.0±1.5
3-й	1.7±0.7	4.8±1.8
4-й	1.4±0.2	4.7±1.2
	Опыт	
1-й	2.4±1.2	6.7±1.8
2-й	1.0±0.3	6.0±0.7
3-й	1.9±0.5	5.4±1.4
4-й	1.5±0.7	4.9±1.2

с животными в возрасте 8—10 дней, считая его началом отделение гидры от материнской особи. Условным раздражителем служил свет (1000 лк), безусловным — 0.2 %-ный раствор хлорида натрия (эта концентрация вызывает сокращение всего тела гидры). Условный раздражитель действовал изолированно 30 с, а 30 с его действие совпало с безусловным. Раздражители предъявлялись с интервалом 4 мин, что по данным Л. М. Чайлахяна исключало суммационный эффект. Ежедневно каждая гидра получила 20 сочетаний условного и безусловного раздражителей. В процессе опытов у 100 % гидр наблюдалось уменьшение латентного периода реакции сокращения тела гидры в ответ на безусловный раздражитель с достоверностью $P < 0.001$. Однако число условных ответов к 6-му дню опытов увеличилось только до 18.6 %. Следовательно, и в этой серии экспериментов выработка условных рефлексов также не наблюдалась, а была лишь отмечена модификация поведения в виде уменьшения латентного периода реакции на безусловный раздражитель.

Таким образом, результаты опытов, проведенных с различными методическими приемами, оказались аналогичными — они не вы-

явили свойств приобретенных реакций, которые можно было бы определить как условнорефлекторные.

Особенности привыкания кишечнополостных. Исследование закономерностей формирования привыкания кишечнополостных началось относительно недавно. Так, Рушфорт (Rushforth, 1963) изучал привыкание гидр к сфокусированному пучку света. Скорость привыкания к свету, подаваемому с частотой 1—5 раз в 1 мин, зависела от силы освещенности: в то время как для первого отсутствия ответа при сильном свете понадобилось 40 сокращений, при слабом всего 3—5. В другой группе экспериментов изучалось привыкание к механическим раздражителям: один характеризовался частотой 105 Гц длительностью 2 с и подавался с интервалом в 16 с, другой характеризовался частотой 50 Гц, длительностью 1 с и подавался с интервалом в 19 с. Привыкание к механическому стимулу вырабатывалось тем быстрее, чем чаще подавался сигнал: при частоте 105 Гц — за 8 ч, при частоте 50 Гц — за 20 ч. В этих опытах гидры, «привыкшие» к механическому раздражению, отвечали сокращением на действие света. После удаления щупалец у гидр исчезали сокращения на механические раздражения, но сохранялись реакции на свет. Одновременное же удаление щупалец и гипостома (прикрепительное приспособление в области ротового отверстия) прекращало сокращения на оба названные раздражения. Принципиальная важность этих опытов заключается прежде всего в том, что они доказали существование у гидр различных рецепторов для восприятия света и механического раздражения. Полученные данные согласуются с выводами Лентса (Lentz, 1966) о том, что у гидр рецепторы, воспринимающие свет, локализованы в гипостоме, а воспринимающие механические раздражения — в щупальцах.

Привыкание у гидр может вырабатываться и па химические раздражения (Rushforth, 1965, 1967). На основании анализа экспериментальных данных Рушфорт (Rushforth, 1967) дает следующие критерии привыкания гидр: 1) достаточно частое предъявление стимулов приводит к уменьшению ответа вплоть до прекращения; 2) при прекращении раздражения ответные реакции восстанавливаются; 3) более быстрое развитие привыкания наблюдается при меньшем межстимульном интервале; 4) привыкание развивается тем быстрее, чем слабее стимул; 5) при выработке привыкания к одному из раздражителей сохраняется реакция на сигнал другой модальности.

Результаты привыкания у гидр показали необходимость дальнейшей работы в этом направлении, так как до сих пор отдельные свойства привыкания остались неизученными. В частности, не проводились тесты на растормаживание, недостаточно изучено такое свойство этой реакции, как тренированность. Изучение способности к тренированности затруднено еще и тем, что она может проявляться не только в ускорении выработки реакции, а например, в изменении соотношения отдельных фаз при выработке реакции. Выяснению этих вопросов и были посвящены эксперименты

Н. А. Тушмаловой и сотрудников на гидре (*Hydra attenuata*) (Тушмалова и др., 1975а, 1975б; Бресткина и др., 1978а, 1978б). Критерием выработки привыкания служило прекращение сокращения щупалец при действии пороговых вибрационных импульсов частотой 60 Гц, следующих через каждые 10, 15 и 30 с на протяжении 30 мин. Как и у инфузорий, угашение реакции сокращения щупалец зависело от частоты раздражения: при более частом оно было быстрее. Приобретенная реакция сохранялась на протяжении 15, 60 мин после прекращения раздражения. «Привыкшая» гидра сохраняла реакцию сокращения щупалец в ответ на действие раздражителей большей силы или иной модальности. Как и в опытах с инфузориями, выработка привыкания у гидр зависела от исходного функционального состояния животных. Так, привыкание наиболее быстро вырабатывалось при уровне пищевой возбудимости, наблюдаемой через 4—5 дней после кормления животных. Скорость выработки привыкания зависела от возраста гидр — привыкание вырабатывалось быстрее у однодневных гидр по сравнению с 15-дневными (рис. 48).

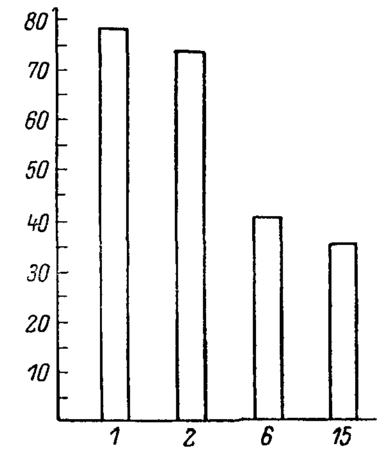


Рис. 48. Динамика выработки привыкания у гидр разного возраста (по: Бресткина и др., 1978).

По оси ординат — число ответных реакций, %; *по оси абсцисс* — возраст, сут.

Воздействие сильными (намного превышающими пороговый) раздражителями на «привыкшую» гидру не изменяет дальнейшего протекания процесса привыкания. Этот факт может свидетельствовать в пользу того, что, по-видимому, для гидры, так же как и для простейших, не характерно явление растормаживания в его типичном проявлении. Гидр повторно через различные промежутки времени подвергали действию механических (вибрационных) раздражителей в режиме привыкания на протяжении 30 мин. В результате выяснилось, что при интервалах, сравнимых со временем сохранения следа после однократного привыкания, наблюдается ярко выраженное ускорение привыкания от опыта к опыту. Однако при интервалах между опытами в 24 ч декремента не наблюдалось. Этот результат представляет интерес, поскольку именно по степени выраженности тренированности у животных различного уровня филогенеза (или нейронных систем различной сложности) при различных интервалах между приложениями можно судить о степени консолидации следа и, возможно, определить четкий критерий различия памяти кратковременной и долговременной — основных функциональных механизмов поведения.

Таким образом прогресс в развитии функциональных механизмов поведения у кишечнополостных по сравнению с простейшими заключается в появлении нового свойства привыкания — тренированности.

ПОВЕДЕНИЕ ЧЕРВЕЙ

Характеристика условнорефлекторной деятельности плоских червей (планарий). Прогресс в развитии нервной системы на уровне низших (ресничных) червей, или турбеллярий, по сравнению с ранее описанными группами животных выражен началом процесса цефализации. Интегрирующее значение нервной системы на этой стадии филогенеза выражается в регулировании церебральным ганглием важных функций организма, например, координации различных двигательных реакций (Bullock, Horridge, 1965). Вопрос о выработке истинных классических условных рефлексов у низших (ресничных) червей, представителями которых являются планарии, долгое время считался дискуссионным.

Впервые схема периодического сочетания условного раздражителя с безусловным была использована Мак-Коннелом и соавторами (Tompson, McConnel, 1955; McConnel et al., 1959, 1960). Эксперименты проводились в специальной камере, снабженной латунными электродами. Действие условного сигнала (свет) на 2 с предшествовало безусловному электрическому раздражению. В течение одного опыта животные получали 150 сочетаний света с электрическим током через каждые 20 с. Критерием выработки условных рефлексов служило сокращение животных в ответ на свет. По окончании серии сочетаний свет—ток частота ответов на свет в виде сокращений и поворотов постоянно повышалась. В контрольных экспериментах, где животные получали избирательно свет или электрический ток (или не подвергались воздействию раздражителей), отмечено лишь небольшое изменение числа ответов. В результате статистической обработки результатов исследования авторы пришли к выводу о возможности выработки классических условных рефлексов у планарий. Наварра (Navarra, 1961) на планарии *Dugesia tigrina* в течение одного опыта 300 раз сочетал электрическое раздражение со светом и получил аналогичные данные. Ли (Li, 1963), работая с планарией *Cura forlmani*, в условиях свободного передвижения в качестве подкрепления применял выключение верхнего света при пересечении животными узкого пучка света, направленного параллельно дну экспериментального цилиндра (условный сигнал). У экспериментальных животных по сравнению с контрольными наблюдался большой процент положительных реакций. Бест (Best, 1962) в опытах с планарией *Dugesia dorotocephala* и *Cura forlmani* в сложном лабиринте при использовании в качестве условного сигнала света, а безусловного — лишение планарий воды подтвердил способность планарий к дрессировке. В работе Гриффард (Griffard, 1963) с *Phagoata gracilis* условным раздражителем служил ток воды, безусловным — пропускание электрического тока. На ос-

новании проведенных опытов автор также приходит к положительному заключению о выработке условных рефлексов у планарий. Необходимо отметить, что Гриффард впервые проводил эксперименты более длительное время, чем предыдущие авторы, проверяя сохранение условной реакции через 10—15 ч.

Используя методику Томпсона и Мак-Коннела (Tompson, McConnell, 1955), Джекобсон и соавторы (Jacobson et al., 1967) также пришли к выводу о возможности выработки у планарий классических условных рефлексов. Эксперименты Томпсона точно воспроизвел Хэлас с сотрудниками (Halas et al., 1962). Однако эти авторы рассматривают реакции планарий на условный сигнал (свет) как рефлекс сенсибилизации. А. Н. Черкашин и соавторы (1966а, 1966б) изучали реакции планарий на сочетание монофазного электрического тока (безусловный раздражитель) и света (условный раздражитель). Авторы делают заключение о том, что в данных методических условиях приобретенные реакции не достигают уровня условных рефлексов.

Таким образом, вопрос о физиологических механизмах приобретенных реакций у планарий оставался открытым. Для окончательного ответа на него были проведены дальнейшие эксперименты на 5 видах планарий с различной экологией, включая эндемиков озера Байкал. В первой серии вырабатывался электрооборонительный условный рефлекс на свет (Воронин, Тумшалова, 1965). Оказалось, что для первого проявления реакции, сходной с условнорефлекторной, понадобилось от 51 до 76 сочетаний. Однако упрочение ее не происходило несмотря на 300 сочетаний раздражителей. Во второй серии опытов в качестве условного раздражителя применялся слабый электрический ток, вызывавший ориентировочный рефлекс в виде поворота головного конца тела животного, и в качестве безусловного — отрицательная реакция планарий на свет (уплывание в сторону неосвещенной части желоба). Последовательного закрепления реакции из опыта в опыт, так характерного для классических условных рефлексов, не наблюдалось и в этом случае. Временная связь у всех планарий была нестойкой, количество положительных реакций из каждых 10 сочетаний условного сигнала с безусловным редко превышало 50 %.

Была использована и более простая схема экспериментов, в которой условный сигнал был постоянным. Дно экспериментальной камеры было разделено на темную и светлую половины. В опыте сначала определялось время нахождения животных на темном и светлом полях, затем на одном из полей они получали удар электрическим током, вызывающим продольное сокращение тела. Основным критерием выработки условной реакции в этой серии экспериментов служило уменьшение времени нахождения планарий в той части камеры, где возникало электрическое раздражение. Закономерного и стойкого увеличения времени пребывания животных на поле, где животным не наносилось безусловное раздражение, не наблюдалось.

В дальнейшем был применен более адекватный безусловный

раздражитель — раствор поваренной соли (Тушмалова, Громыко, 1968). В этом случае максимальный уровень положительных реакций не превышал 50—70 %, и, как при электрическом подкреплении, они характеризовались нестойкостью от опыта к опыту и в течение одного эксперимента. Однако при этом возможно было четко отдифференцировать начало выработки условных рефлексов (после 40—60 сочетаний), максимальный уровень положительных реакций (120—200 сочетаний) и снижение уровня условнорефлекторной деятельности (сокращение числа положительных реакций от 10 до 0 %) после 200—300 сочетаний. У контрольных животных при изолированном применении света в 100 % наблюдалось лишь слабое возбуждение, выражающееся в сокращении (не более 8—10 % по отношению к положительным реакциям опытных животных). Аналогичная картина наблюдалась в опытах с псевдообучением (предъявление условного и безусловного раздражителей в случайном порядке). При остром угашении реакции самопроизвольно не восстанавливались. Из анализа экспериментального материала следует, что условные рефлексы у изученных пресноводных планарий недостаточно стойки, не обладают всеми качествами классических условных рефлексов. Они характеризуются следующими признаками, общими для экологически различных видов животных: непрочность в течение одного опыта, непрочность от опыта к опыту (упрочение не наступало даже после 335 сочетаний условного сигнала с безусловным), угасанием реакций после 200—300 сочетаний, несмотря на подкрепление (рис. 49). Перечисленные свойства условных рефлексов не являются отражением индивидуальных особенностей отдельных видов, так как они характерны для животных с различной экологией (от живущих в пойменных ручьях Подмосковья до эндемиков Байкала) (Тушмалова, 1968, 1967). Отмеченные закономерности не являются и следствием примененных методических приемов, аналогичные данные были получены во всех 6 сериях опытов, значительно отличающихся методически.

Таким образом, подобные реакции можно отнести к категории лишь примитивных нестойких условных рефлексов, свойственных животным определенного уровня филогенетического развития (Воронин и др., 1972; Тушмалова, 1976).

Особенности строения головного ганглия планарий. Одна из замечательных филогенетических особенностей ресничных червей, к которым относятся планарии, заключается в том, что они представляют уровень «перехода» диффузной нервной сети в концентрированную систему. У ресничных червей впервые в эволюции нервные элементы концентрируются на переднем конце тела (Hanström, 1928; Заварзин, 1941; Беклемишев, 1964), т. е. появляются зачатки цефализации. Детальные сведения о клеточном (цитоархитектоническом) строении этого примитивного мозга в литературе долгое время отсутствовали, и лишь стремление определить степень соответствия примитивного поведения планарий со структурной организацией их «мозга» послужило поводом к конкретным

исследованиям. Строение мозга планарий было изучено на примере типичного представителя ресничных червей *P. nigra* (Бочарова, Тушмалова, 1968; Свешников и др., 1968; Тушмалова, Свешников, 1972).

Церебральный ганглий *P. nigra* расположен приблизительно в 500 мкм от головного конца тела и состоит из двух частей. Из-за отсутствия оболочки его границы могут быть определены относительно. Характерной особенностью головного ганглия планарий служит наличие в нем многочисленных специфических образований, состоящих из клеток, которые располагаются вокруг проходящих через мозг дорсовентральных мышц (инсулярные, или островковые, включения по: Böhmig, 1906), в количестве от 40

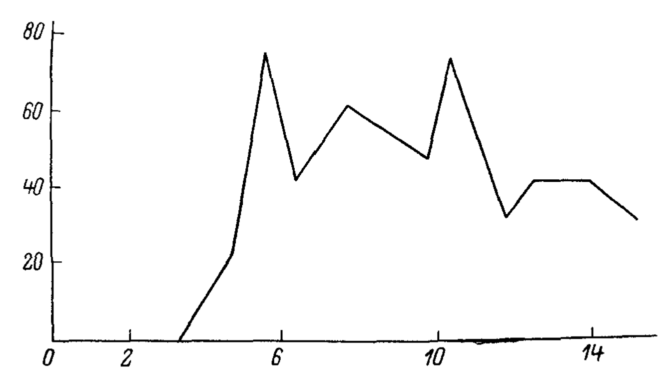


Рис. 49. Динамика выработки оборонительного условного рефлекса на химический раздражитель у планарий (по: Воронин и др., 1972).

По оси ординат — процент положительных реакций от общего их числа; *по оси абсцисс* — число опытов.

до 70. В состав ганглия входят разнообразные по величине и и форме клетки (большинство биполярны, реже мультиполярные). Особенностью большинства клеток является бедность цитоплазмой и отсутствие ядрышек у большинства клеток. Размеры клеток варьируют от 3—5, 10—15 до 15—20 («гигантские» клетки) мкм. Последние отличаются богатой цитоплазмой, большим ядрышком и высоким содержанием РНК в цитоплазме. Наличие в цитоплазме этих клеток характерной зернистой субстанции дало право считать их наиболее дифференцированными нейронами всего мозга.

Таким образом, исследования показали, что церебральный ганглий планарий несет черты примитивной организации, состоит в основном из мелких, малодифференцированных клеток. Основной особенностью гистологического строения ганглия служит наличие в нем большого количества мышечных и паренхиматозных клеток, выполняющих, по-видимому, нейросекреторные функции. Только отдельные («гигантские») клетки могут быть с большей степенью уверенности классифицированы как нервные.

Представление о примитивности нервной системы планарий разделяют многие авторы (Кричинская, 1972; Лурье, 1975). Они

считают, что все нервные клетки планарий бифункциональны и обладают способностью к нейросекреции. Таким образом, появившаяся впервые в эволюции у планарий цефализация представлена здесь в своей примитивной форме и к ней приурочена приобретаемая в индивидуальной жизни организма примитивная форма нестойких условных рефлексов.

Свойства условнорефлекторной деятельности кольчатых червей. Среди большой группы кольчатых червей, являющихся эволюционными потомками плоских червей, особое место занимают представители класса олигохет дождевые черви, на которых проводились основные опыты по условным рефлексам. Наиболее подробно способность к формированию условных рефлексов у дождевых червей *Lumbricus rubellus* изучена Н. М. Хоничевой (1968а, 1968б). Она вырабатывала оборонительные условные реакции в Т-образном лабиринте. Черви обучались поворачивать в правый или левый рукав лабиринта. Безусловным раздражителем служил переменный ток различной интенсивности, а условным — сам лабиринт, элементы которого, вероятно, воспринимались проприоцептивной и тактильной афферентациями. Критерием выработки рефлекса служило увеличение числа поворотов в рукав лабиринта, где животные не подвергались электрической стимуляции. Максимальное число сочетаний доходило до 400. Однако постепенного, закономерного увеличения числа положительных реакций отмечено не было. Характерной особенностью обучения червей явилось колебание процента положительных реакций.

Сравнение динамики обучения трех групп червей показало, что повышение силы безусловного раздражителя (электрического тока) увеличивает скорость выработки реакций. Так, при напряжении 5 В максимальный процент положительных реакций был отмечен на 20-й опытный день, при 12 В — на 17-й опытный день, при 18 — уже на 11-й день. Оказалось, что эта тенденция к более быстрому обучению осуществляется за счет сокращения продолжительности его 1-й стадии, которая равнялась 12, 8 и 5 дням соответственно для слабого, среднего и сильного подкрепляющего раздражителя. Наблюдалась зависимость максимального процента положительных реакций от величины подкрепляющего раздражителя: при 5 В — 54, при 12 В — 70, при 18 В — 85 %. Существенно, что удаление надглоточного ганглия не изменяло динамику обучения — факт, несомненно свидетельствующий в пользу незначительной интегрирующей роли данного отдела мозга.

Совсем иные закономерности были получены в опытах на полихетах. Так, Копеланд (Copeland, 1930) у *Nereis virens* выработал устойчивый условный рефлекс на тактильное раздражение. У *Nereis pelagica* (беломорская форма) была четко продемонстрирована возможность выработки пищевых условных рефлексов на свет и вибрацию (Воронин и др., 1982). Критерием выработки условных рефлексов служило изменение «знака» фотонегативной реакции. До начала опытов черви постоянно находились внутри

стеклянной трубки, а после 30—50 сочетаний условного раздражителя с пищей животные проявляли четкую поисковую пищевую реакцию выходя из трубки. Анализ результатов показал, что у полихет вырабатываются реакции, обладающие всеми основными свойствами истинных условных рефлексов: возрастание числа положительных ответов от опыта к опыту, высокий максимальный процент положительных реакций (до 80—100) и длительность их сохранения (до 6—15 дней) (рис. 50).

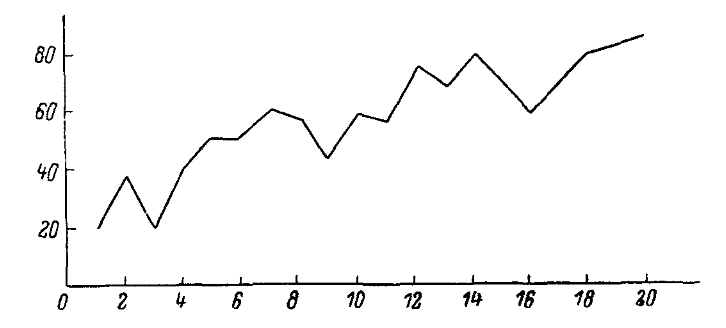


Рис. 50. Динамика выработки пищевого условного рефлекса на вибрационный стимул у полихет-нереид (по: Воронин и др., 1972).

Обозначения те же, что на рис. 49.

Весьма существенно, что выработанная реакция угасала при отсутствии подкрепления и самопроизвольно восстанавливалась. В контрольных опытах — при псевдообуславливании — увеличения числа положительных ответов не наблюдалось.

Выявленные закономерности условнорефлекторной деятельности полихет коррелируют с относительно дифференцированным мозгом животных. Хорошо известно, что одной из особенностей их мозга является возникновение специального ассоциативного центра — грибовидных тел. Удаление этих отделов мозга приводит к нарушению условных рефлексов, как показано в опытах на пчелах (Воскресенская, 1957). Таким образом, истинные условные рефлексы как один из достаточных совершенных механизмов, определяющих приобретенное поведение, впервые в эволюции, по-видимому, появляются у полихет (Тушмалова, 1980).

К ПРОБЛЕМЕ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ИГЛОКОЖИХ

По сравнению с другими группами беспозвоночных животных поведение иглокожих менее изучено. К отдельным попыткам выработать условные рефлексы у этой группы беспозвоночных относится работа Дибшлага на трех видах морских звезд (*Asterias rubens*, *Astropecten bispinonus*, *A. spinolosus*) (Diebschlag, 1938). Условные рефлексы, выработанные при сочетании света или тактильного условного сигнала с оборонительным подкреп-

лением, сохранялись всего 15 мин. Такую реакцию нельзя отнести к категории истинного условного рефлекса. Позже В. И. Сафьянц (1958), работая на морских ежах, показал, что сочетание понижения уровня воды с последующим осушением приводит к опусканию ежей ниже уровня снижения воды. Такую модификацию поведения, свидетельствующую о накоплении индивидуального опыта, можно объяснить на основе механизма привыкания — неассоциативного обучения.

Наиболее детально вопрос об условнорефлекторной деятельности иглокожих был изучен В. А. Соколовым (1960, 1966) в опытах на морской звезде (*Asterias rubens*). Ему удалось показать, что у морских звезд вырабатываются двигательные условные рефлексы на свет и тактильный раздражитель. Важно подчеркнуть, что в этих опытах были продемонстрированы такие важные критерии условных рефлексов, как выработка угашения и дифференцировки.

ПОВЕДЕНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Характерной эволюционной особенностью представителей данной систематической группы служит высокая степень цефализации. Другой отличительной чертой является достаточно четко выраженная структурно-функциональная специализация мозга. Названные особенности наложили отпечаток на свойства функциональных механизмов, определяющих приобретенное поведение, закономерности которого изучаются на чисто поведенческом и нейрофизиологическом уровнях. Сказанное относится прежде всего к насекомым.

Высшая нервная деятельность наиболее детально изучалась у ракообразных и насекомых.

Условные рефлексы ракообразных. Беспозвоночные этой группы резко отличаются по морфологической организации нервной системы: у низших раков она имеет признаки кольчатых червей, что отражается и в функциональных механизмах поведения. Положительные результаты выработки условного рефлекса у дафний были получены лишь в своеобразных опытах А. Б. Когана и А. П. Семенова (1955). У дафний был выработан пищевой условный рефлекс по схеме: кормление в темноте (ночь), голодание на свету (день).

На высших ракообразных были получены результаты при использовании обычной схемы выработки условных реакций. В опытах на раках-отшельниках Сполдинг (Spaulding, 1904) выработал относительно стойкий (сохранялся 7 дней) пищевой условный рефлекс на затемнение. Возможность выработки угасательного и дифференцировочного торможения у рака-отшельника (*Pagurus striatus*) была продемонстрирована Михайловым (Mikhailoff, 1922) еще в 1922 году.

Положительные результаты были получены в опытах А. Я. Карась (1964) на ресничных раках *Astacus leptodactilis* по выработке двигательного пищевого условного рефлекса на свет.

Наиболее подробно закономерности высшей нервной деятельности у высших раков были исследованы в серии работ А. Я. Карась (1962а, 1962б, 1963, 1964) на крабах *Carcinus means*. Была показана возможность выработки пищевых, зрительных, тактильных условных рефлексов и условных рефлексов на раздражение статорецепторов и выработки основных видов внутреннего торможения (угасательного, дифференцировочного и условного тормоза). Особенностью положительных и отрицательных условных связей была их нестойкость. Весьма существенно, что у животных этого уровня филогенеза формировались условные рефлексы на цепные и комплексные раздражители. Однако в отличие от насекомых (пчел) эти реакции также отличались нестойкостью. Автор предполагает, что сигнальным признаком цепных раздражителей была сила отдельного компонента, а не их определенная последовательность. Такое представление свидетельствует о низком уровне аналитико-синтетических свойств нервной системы ракообразных. Морфологической основой сформулированного представления может быть существование связей в ЦНС этих животных (Коштоянц, 1957).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ работ, посвященных изучению приобретенных форм поведения у беспозвоночных, позволяет сделать заключение о том, что способность к накоплению индивидуального опыта появляется в эволюции на самых ранних ступенях развития — у донервных простейших организмов (Тушмалова, 1976, 1981). Однако функциональные механизмы, определяющие поведение беспозвоночных животных разного уровня филогенеза, различны (Тушмалова, 1980). Так, из двух форм эволюции ВНД (Воронин, 1977) сигнальная форма индивидуального приспособления появляется лишь у полихет, а низшим червям, кишечнополостным и простейшим свойственна несигнальная форма приспособления.

Для рассмотрения основных закономерностей эволюции поведения беспозвоночных принципиальное значение имеет факт формирования приобретенного поведения у донервных организмов за счет макромолекулярных и ультраструктурных перестроек (Тушмалова и др., 1974; Зазулина, 1979). В эволюционном плане весьма существенно, что характер этих перестроек однозначен у животных разного уровня филогенеза, обладающих различными функциональными механизмами приобретенного поведения (Тушмалова, 1980а, 1980б, 1983).

Исходя из представлений Л. А. Орбели (1961) о том, что в процессе эволюционного развития старые функциональные отношения не уничтожаются, а лишь затормаживаются новыми, можно высказать предположение о сохранении протоплазмой клеток организмов, обладающих нервной системой, свойства простейших — способности формировать следовые реакции за счет внутриклеточных перестроек. Развиваемое нами представление согласуется

с мыслью П. К. Анохина (1968), считающего, что эволюция изменила лишь «средства доставки информации», но ее конечная обработка осуществляется одним и тем же способом — молекулярным. Следовательно, можно предположить, что усложнение (совершенствование) функциональных механизмов поведения по мере возрастания эволюционного уровня определяется структурными изменениями нервной системы. Этот вывод на примере беспозвоночных иллюстрирует одно из существенных методологических положений нейрофизиологии о зависимости «качественно нового ранга рефлекса — условного рефлекса» от уровня развития нервной системы (Карамян, 1969). Действительно, при сравнении функцио-

Таблица 9

Соотношение морфологических и функциональных ароморфозов на примере эволюции поведения беспозвоночных

Группы животных	Ароморфозы	
	Морфологический уровень (организация нервной системы)	Функциональный уровень (высшая форма физиологических механизмов поведения)
Простейшие	Донервный уровень	Привыкание
Кишечнополостные	Примитивная нервная система	Привыкание+тренированность
Плоские черви	Зачатки цефализации	Нестойкие условные рефлексы
Кольчатые черви	Ассоциативный центр мозга — грибовидные тела	Истинные условные рефлексы
Насекомые	Структурно-функциональная дифференцировка мозга	Положительные и отрицательные условные рефлексы, инструментальные условные рефлексы, цепные условные рефлексы

нальных механизмов поведения беспозвоночных обращает на себя внимание параллель в степени сложности структурной и функциональной организации. Это есть не что иное, как выражение морфофизиологического прогресса — ароморфоза по А. С. Северцову (1967) (табл. 9).

Таким образом, основные закономерности функциональных механизмов поведения беспозвоночных являются по существу филогенетическим отражением принципа единства структуры и функции.

ЛИТЕРАТУРА

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 547 с.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964, т. 1. 432 с; т. 2. 446 с.

Бресткина М. Д., Тушмалова Н. А., Хазен И. М. Анализ зависимости привыкания гидр от некоторых морфофункциональных показателей. — В кн.: Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных:

Тез. докл. 3-го Всесоюзного симпозиума по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978а, с. 11—12.
Бресткина М. Д., Тушмалова Н. А., Хазен И. М. Модификация низших организмов (гидры) при воздействии вибрации. — В кн.: Труды II Циолковских чтений. Калуга, 1978б, с. 47—56.
Бочарова Л. М., Тушмалова Н. А. Распределение рибонуклеиновой кислоты в клетках головного ганглия планарий. - В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. Л., 1968, с. 30—33.
Воронин Л. Г. Филогенетические уровни развития высшей нервной деятельности. — В кн.: 5-е Научн. совещ., посвященное памяти академика Л. А. Орбели: Тез. и реф. Л., 1968, с. 63.
Воронин Л. Г. Филогенез условного рефлекса. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1969, т. 5, с. 191—200.
Воронин Л. Г. Уровни эволюции высшей нервной деятельности. — В кн.: Анализ ассоциативной деятельности головного мозга. М., 1972, вып. 1, с. 3—5.
Воронин Л. Г. Эволюция высшей нервной деятельности (очерки). М., 1977. 122 с.
Воронин Л. Г., Карась А. Я., Тушмалова Н. А. Типы приобретенных реакций у беспозвоночных (к вопросу о филогенезе механизмов памяти). — Усп. соврем. биол., 1967, т. 64, с. 312—320.
Воронин Л. Г., Тушмалова Н. А. О так называемых условных рефлексах у планарий. — Журн. эволюц. биохимии и физиол., 1965, т. 1, с. 98—103.
Воронин Л. Г., Тушмалова Н. А., Карась А. Я. Об условных рефлексах у планарий, олигохет и полихет. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1972, т. 7, с. 427—433.
Воскресенская А. К. О роли грибовидных тел надглоточного ганглия в условных рефлексах медоносной пчелы. — ДАН СССР, 1957, т. 112, с. 964—967.
Доронин Ю. К. Привыкание у одноклеточных организмов. — Цитология, 1974, т. 16, с. 224—232.
Доронин Ю. К., Тушмалова Н. А. Привыкание простейших. — В кн.: Движение и поведение одноклеточных животных. Л., 1978, с. 76—87.
Заварзин А. А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. М., 1941. 380 с.
Зазулина И. В. Исследование ультраструктурных механизмов привыкания инфузорий спиростом: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1979. 19 с.
Зубков А. А., Поликарпов Г. Г. Условный рефлекс у кишечнополостного животного. — Усп. соврем. биол., 1951, т. 32, с. 301—314.
Карамян А. И. Методологические основы эволюционной нейрофизиологии. Л., 1969. 135 с.
Карась А. Я. Пищевые условные рефлексы со зрительного, тактильного и статорецепторов у черноморского краба *Carcinus means*. — Журн. высш. нерв. деят., 1962а, т. 12, с. 748—756.
Карась А. Я. Некоторые особенности двигательных пищевых условных рефлексов на цепь раздражителей у краба *Carcinus means*. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки., 1962б, № 2, с. 83—87.
Карась А. Я. Новые данные об условном торможении у краба *Carcinus means*. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1963, № 2, с. 87—93.
Карась А. Я. Некоторые особенности условнорефлекторной деятельности высших ракообразных: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1964. 17 с.
Коган А. Б., Семеновых А. П. О наследственном закреплении условных рефлексов у низших животных. — Природа, 1955, № 9, с. 110 -111.
Коган А. Б. О донервных предшественниках условных реакций. — В кн.: Проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л., 1963, с. 7—15.
Коган А. Б. Примитивные донервные временные связи. — В кн.: Эволюция временных связей: Материалы симпозиума. Сухуми, 1964, с. 5—7.

Коштоянц Х. С. Основы сравнительной физиологии. Т. II. Сравнительная физиология нервной системы. М., 1957. 635 с.
Кричинская Е. Б. Строение нервной системы турбеллярий. — Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1972, т. 63, № 9, с. 99—103.
Лурье Б. Л. Регенерация нервной системы планарий *Policelis nigra*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1975. 20 с.
Орбели Л. А. Вопросы эволюционной физиологии. — Избр. труды. М.; Л., 1961, т. 1, с. 122—132.
Орбели Л. А. Основные задачи и методы эволюционной физиологии. — Избр. труды. М.; Л., 1961, т. 1, с. 59—68.
Райков И. Б. Кардиология простейших. Л., 1967. 259 с.
Сафьянц В. И. О защитных рефлекторных реакциях у морских ежей. — Уч. зап. ЛГУ, 1958, № 239, вып. 45, с. 107—112.
Свешников В. А., Бочарова Л. С., Тушмалова Н. А. Гистологическое строение головного ганглия *Policelis nigra*. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1968, № 1, с. 23—25.
Северцов А. С. Главные направления эволюционного процесса. М., 1967. 140 с.
Серавин Л. Н. Изучение временных связей (условных рефлексов) у простейших (критический обзор). — Цитология, 1969, т. 11, с. 559—565.
Серавин Л. Н. Обладают ли одноклеточные животные способностью к научению. — В кн.: Движение и поведение одноклеточных животных. Л., 1978, с. 62—76.
Соколов В. А. Условный рефлекс на световой раздражитель у морской звезды *Asteria rubens*. — Тр. Мурм. морск. биол. ин-та, 1960, т. 2 (6), с. 236—242.
Соколов В. А. Временные связи у морских звезд. — В кн.: Вопросы сравнительной физиологии. Л., 1966, с. 146—152.
Тимофеев Н. Н. Приобретенные реакции у парамеций. — В кн.: Проблемы сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. Л., 1958, с. 260—266.
Тушмалова Н. А. Условные рефлексы у байкальских планарий после инъекций рибонуклеазы. — Журн. высш. нерв. деят., 1967, т. 17, с. 359—361.
Тушмалова Н. А. Влияние рибонуклеазы на оборонительные условные рефлексы планарий. — В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. М.; Л., 1968, с. 37—41.
Тушмалова Н. А. О фенотипической памяти инфузорий. — В кн.: Поведение беспозвоночных: Материалы 1-го Всесоюз. симпозиума. Борок, 1972, с. 126—130.
Тушмалова Н. А. Виды фенотипической памяти у некоторых низших беспозвоночных. — В кн.: Клеточные механизмы памяти. Пущино, 1973, с. 40—52.
Тушмалова Н. А. Свойства памяти донервных организмов. — В кн.: Память и следовые процессы: Тез. докл. 3-й конф. по проблемам памяти и следовым процессам. Пущино, 1974, с. 19—20.
Тушмалова Н. А. Сравнительно-физиологическое исследование структурно-функциональных механизмов памяти: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1976. 39 с.
Тушмалова Н. А. Типы приобретенного поведения у низших беспозвоночных. — В кн.: Управление поведением животных. М., 1977, с. 282—285.
Тушмалова Н. А. О филогенетическом возрасте условнорефлекторной памяти. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1980а, т. 16, с. 506—516.
Тушмалова Н. А. О сравнительно-физиологическом подходе в изучении макромолекулярных механизмов памяти. — В кн.: Регулирующие механизмы памяти: Междунар. симпозиум. Л., 1980б, с. 18—21.
(*Тушмалова Н. А.*) *Tuschmalova N. A.* Physiological mechanisms of aeguired behavior in infusoria. — In: Progress in protozoology abstacts. VI Infernat. Congr. of Protozoology. Warzawa, 1981, p. 373.
Тушмалова Н. А. Сравнительно-физиологическое изучение ультраструктурных коррелятов индивидуально приобретенного поведения. — В кн.:

Механизмы поведения: Материалы 3- Всесоюзной конференции. М., 1983, с. 13—14.
Тушмалова Н. А., Громыко Н. М. Химические оборонительные условные рефлексы планарий. — В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. М.; Л., 1968, с. 34—37.
Тушмалова Н. А., Доронин Ю. К. Анализ реакций привыкания инфузорий *Spirostomum ambiguum* как пример элементарной памяти. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1971, № 4, с. 28—32.
Тушмалова Н. А., Доронин Ю. К., Куракина М. Н. Тренированность как критерий обучения (на примере спиростом и гидр). — В кн.: Поведение водных беспозвоночных: Материалы 2-го Всесоюз. симпозиума. Борок, 1975а, с. 85—86.
Тушмалова Н. А., Зазулина И. В. Привыкание инфузорий *Spirostomum* в онтогенезе. — В кн.: Физиология и биохимия онтогенеза. Л., 1977, с. 3—6.
Тушмалова Н. А., Зазулина И. В., Куракина М. Н., Тишина И. В. Зависимость характера обучения *Spirostomum ambiguum* и *Hydra attenuata* от исходного функционального состояния. — В кн.: Тр. 2-го Всесоюз. симпозиума по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1975б, с. 87—89.
Тушмалова Н. А., Зазулина И. В., Поляков В. Ю. Изучение ультраструктурных изменений, сопровождающих элементарную форму памяти. — В кн.: Тезисы докл. 3-й конф. по пробл. памяти и следовым процессам. Пущино, 1974, с. 320—321.
Тушмалова Н. А., Кузьмичева И. Л. Некоторые формы врожденного и приобретенного поведения у *Amoeba proteus*. — В кн.: Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных: Тез. докл. 3-го Всесоюз. симпозиума по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978, с. 49—51.
Тушмалова Н. А., Кузьмичева И. Л. Привыкание *Amoeba proteus* в норме и после энуклеации. — В кн.: Память и следовые процессы: Тез. и докл. IV конф. Пущино, 1979, с. 37—38.
Тушмалова Н. А., Свешников В. А. Морфофункциональные корреляции на примере условнорефлекторной деятельности планарий. — В кн.: Поведение водных беспозвоночных: Докл. 1-го Всесоюз. симп. Борок. 1972, с. 131.
Тушмалова Н. А., Симирский В. Н. Исследование реакций *Hydra attenuata* на действие сочетанных раздражителей. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1977, № 9, с. 77—81.
Тушмалова Н. А., Устинова Е. Е. О химических оборонительных условных рефлексах у *Hydra attenuata*. — В кн.: Экспериментальные исследования поведения водных беспозвоночных: Тез. докл. 3-го Всесоюз. симпозиума по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1978, с. 51—52.
Тушмалова Н. А., Устинова Е. Е. Реакции *Hydra attenuata* на сочетанное предъявление света и химического раздражителя. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1979, № 6, с. 50—52.
Хоничева Н. М. К анализу выработанных реакций кольчатых червей: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1968а. 22 с.
Хоничева Н. М. О так называемом лабиринтном обучении кольчатых червей. — В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. Л., 1968б, с. 42—49.
Чайлахян Л. М. К вопросу о временных связях у простейших и кишечнополостных. — Журн. высш. нерв. деят., 1957, т. 7, с. 765—772.
Черкашин А. Н., Шейман И. М., Сергеева Э. П. Экспериментальное воспроизведение различных форм интеграции у планарий. — Журн. высш. нерв. деят., 1966а, т. 16, с. 858—863.
Черкашин А. Н., Шейман И. М., Сергеева Э. П. Действие сочетаний света и электрического тока на планарий. — Журн. высш. нерв. деят., 1966б, т. 16, с. 266—273.
Applewhite P. B. Non-local nature of habituation in a rotifer protozoan. — Nature, 1968a, vol. 217, p. 287—289.

Applewhite P. B. Temperature and habituation in a Protozoan. — Nature, 1968b, vol. 219, p. 91—92.
Applewhite P. B., Lapan E., Gardner F. T. Protozoan habituation learning after loss of macronuclei and cytoplasm. — Nature, 1969, vol. 222, p. 491—492.
Applewhite P. B., Morowitz H. J. Memory and microinvertebrates. — In: Chemistry of learning. New York, 1967, p. 329—339.
Applewhite P. B., Stuart H. D. Metallic ions and habituation on the protozoan spirostomum. — Comp. Biochem. and Physiol., 1969a, vol. 29, p. 487—489.
Applewhite P. B., Stuart H. D. The effect of metallic ions on habituation of Spirostomum amb. — Comp. Biochem. and Physiol., 1969b, vol. 29, p. 487—493.
Bennet D. A., Francis D. Learning in stentor. — J. Protozool., 1972, vol. 19, p. 484—487.
Best J. B. Maze learning and associated behavior in planaria. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1962, vol. 55, p. 560—565.
Böhmig L. Tricladenstudien. I. *Triclada maricola.* — Z. wiss. Sool., 1906, Bd 81, S. 344—505.
Bullock T. H., Horridge J. A. Structure and function of the neurons systems of invertebrates. San Francisco; London, 1965. 798 p.
Copeland M. An apparent conditioned response in Neries virens. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1930, vol. 10, p. 339—345.
Danisch F. Über Reizbiology and Reizempfindlichkeit von *Vorticella nebulifera.* — Z. allg. Physiol., 1921, Bd 19, S. 133—188.
Diebschlag E. Ganzheitliches Verhalten und Lernen bei Echinodermen. — Z. vergl. Physiol., 1938, Bd 25, S. 612—654.
Gelber B. Investigation of the behavior of *Paramecium aurelia.* I. Modification of behavior after training with reinforcement. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1952, vol. 45, p. 58—65.
Gelber B. Investigation of the behavior of *Paramecium aurelia.* II. Modification of response in successive generations of both mating types. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1956, vol. 49, p. 590—593.
Gelber B. Investigation of the behavior of *Paramecium aurelia.* III. The effect of the presence and absence of light on the occurence of a response. — J. genet. Psychol., 1956, vol. 88, p. 31—36.
Gelber B. Retention in Paramecium aurelia. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1958, vol. 51, p. 110—118.
Gelber B. Reminiscence and the trend of retention in *Paramecium aurelia.* — Psychol. Rec., 1962, vol. 12, p. 171—192.
Griffard C. D. Classical conditioning of the *Planaria phagocata* gracilis to mater frow. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1963, vol. 56, p. 597—603.
Halas E. S., Mulry R. G., Deboer M. Some problems involved in conditioning planaria: electrical polarity. — Psychol. Rep., 1962, vol. 11, p. 395—962.
Hamilton T. C. Behavioral plasticity in protozoans. — In: Aneural Organism. Neurobiol. New York; London, 1975, p. 111—127.
Hanström B. Vergleichende Anatomie des Nervensystems wirbelloser Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin, 1928. 628 p.
Jacobson A. L., Horowitz S. D., Fried Clifford. Classical conditioning, pseudoconditioning, or sensitization in the planarian. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1967, vol. 64, p. 73—79.
Katz M. S., Deterline W. A. Apparent learning in Paramecium. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1958, vol. 51, p. 243—245.
Kinastowski W. Der Einflus der mechanischen Reize auf die Kontractilitation Spirostomum amb. — Acta protozool., 1963a, vol. 1, p. 211—222.
Kinastowski W. Das Problem des Lernens bei Spirostomum amb. — Acta protozool., 1963b, vol. 1, p. 223—236.
Lee R. M. Conditioning of a free operant response in Planaria. — Science, 1963, vol. 139, p. 1048—1098.
Lentz T. L. The cell biology of hydra. Amsterdam, 1966. 160 p.

McConnell J. V., Jacobson A. L., Kinbl D. P. The effect of regeneration upon retention of a conditioned response in the planarian. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1959, vol. 52, p. 1—5.
McConnell J. W., Cornwell P. R., Clay Margaret. An apparatus for conditioning planaria. — Amer. J. Psychol., 1960, vol. 73, p. 618—623.
Mikhailoff S. Experience reflexologiques. Experience nouvelles sur *Pagurus Striatus*. — Bull. Inst. oceanogr. [Monaco], 1922, vol. 418, p. 20—25.
Navarra J. G., Cicero D. R. Experimenting eith plauaria. — Amer. Biol. Teacher, 1961, vol. 23, p. 516—518.
(*Prosser L. C., Brown F. A.*) *Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных. Л., 1967. 766 с.
Rushforth N. B. Behavior in hydra: Contraction responses of hydra pirardi to mechanical and light stimuli. — Science, 1963. vol. 139, p. 760—761.
Rushforth N. B. Inhibition of contraction responses of hydra. — Amer. Zool., 1965, vol. 5, p. 505—513.
Rushforth N. B. Chemical and physical factor affecting behavior in hydra: interactions among factors affecting behavior in hydra. — In: Chemistry of learning. London, 1967, p. 369—390.
Spaulding E. G. An stablishment of association in the hermit crab *Enpagurus longicarpus*. — J. Comp. Neurol., 1904, vol. 14, p. 345—351.
Tompson R., McConnell J. Classical conditioning in the planarian *Dugesia dorotocephala*. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1955, vol. 48, p. 48—53.
Thorp W. H. Learning and instinet in animals. London, 1964, 186 p.
Tompson R., McConnell J. Classical conditioning in the planarian *Dugesia derotocephala*. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1955, vol. 48, p. 65—70.
Wood D. C. Parametric studies of the response decrement produced by mechanical stimuli in the protozoan, *Stentor coeruleus*. — J. Neurobiol., 1970, vol. 1, p. 345—360.
Wood D. C. Generalisation of habituation between different receptor surfaces of Stentor. — J. Physiol. and Behav., 1972, vol. 9, p. 161—165.

Глава 8

НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОВЕДЕНИЯ НАСЕКОМЫХ И ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

СООТНОШЕНИЕ ИНСТИНКТИВНОГО И ПРИОБРЕТЕННОГО В ПРОЦЕССЕ ОБУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ У НАСЕКОМЫХ

Насекомые как высшие беспозвоночные обладают довольно сложным поведением, которое определяется наличием совершенных рецепторов, локомоторного аппарата и развитого мозга, координирующего приспособительные реакции организма. Поведение насекомых, так же как и позвоночных, представлено двумя формами: инстинктивным и приобретенным в процессе обучения.

Инстинкты можно охарактеризовать как генетически запрограммированные реакции организма, передаваемые от поколения к поколению по наследству и образующие своего рода видовую память. Инстинктивные реакции обладают очень высокой видовой специфичностью и часто используются как таксономические признаки наряду с морфологическими особенностями данного вида животных. Не случайно Конрад Лоренц для обозначения элементарных инстинктивных реакций ввел термин — комплекс фиксированных действий (КФД) (Lorenz, 1937). В качестве примера можно привести КФД, связанный с половым поведением у кузнечика *Gomphocerus rufus* (Wadepuhl, Huber, 1979). Этот комплекс состоит из начального качания головой, сменяющегося подергиванием антенн, задних ног и заключительным пением. Все три компонента комплекса следуют один за другим в строго определенной хронологической последовательности. Характерной особенностью такого стереотипного комплекса является то, что последовательность движений в нем определяется механизмами ЦНС или генетически предопределенной «центральной программой», которая мало зависит от афферентного входа. Согласно представлениям современных этологов, относительно простые («ключевые») стимулы только запускают стереотипную реакцию по принципу «все или ничего», но никак не определяют детали ее реализации (Lorenz, 1937; Wilson, 1965; Kandel, 1980). Форма стереотипного комплекса прямо не связана с интенсивностью стимула, и даже, более того, иногда КФД может возникнуть спонтанно без видимого воздействия извне только за счет наличия специфического мотивационного состояния. Вместе с тем следует отметить, что недооценка фактора среды при анализе инстинктивных форм поведения может привести

к некоторой схематизации реальных механизмов. Так, например, продукция звуковых коммуникационных сигналов у цикад определяется не только соответствующим гормональным фоном, но и целым рядом внешних факторов, среди которых наиболее существенными являются такие, как наличие поющих партнеров, оптимальная температура и достаточная солнечная радиация (Свидерский, 1980). Только после анализа информации, поступающей от различных афферентных входов, в нервных центрах цикады формируется команда, активирующая систему генерации звука.

Исследование коммуникационных сигналов у ясеневых цикад показало, что призывные песни самцов представлены однотипными звуковыми посылками, длительность которых является видоспецифичной и позволяет самкам отличить серенады своих партнеров в общем многоголосом хоре природы (Попов, 1975). Видоспецифичность коммуникационных сигналов определяется, как уже отмечалось выше, генетически предопределенной центральной программой, носителями которой являются нейроны, входящие в состав сегментарного генератора ритма. Нейрофизиологические исследования показали, что нейроны-ритмоводители являются неотъемлемой частью исполнительных моторных центров, управляющих такими ритмическими двигательными актами, как полет (Свидерский, 1965, 1973; Wilson, 1965), пение (Свидерский, 1965; Hagivara, Watanabe, 1965; Kutsch, Huber, 1970; Попов, 1979; Huber, 1983), дыхание (Huber, 1965; Farley, Case, 1968) и ходьба (Pearson, 1972; Fourtner, 1976; Федин, 1980; Delcomyn, 1983). Характерной особенностью этих нейронов является стабильность их ритмической активности, рисунок которой сохраняется даже после полной деафферентации сегментарного ганглия. Методом математического моделирования установлено, что дееспособный генератор ритма летательных движений у саранчи может состоять как минимум из трех интернейронов, которые способны контролировать работу небольших популяций интернейронов и адекватно реагировать на соответствующий афферентный вход (Меншуткин и др., 1968). Некоторые из этих интернейронов могут быть отнесены к категории безымпульсных. Пирсоном и Фоуртнером (Pearson, Fourtner, 1975) в третьем грудном ганглии таракана морфологически и электрофизиологически идентифицировано несколько таких нейронов, основной отличительной особенностью которых является отсутствие потенциалов действия при отведении как от сомы, так и от клеточного отростка. Даже сильный деполяризующий мембрану ток (до 50 нА) не обладал способностью вызвать ритмические разряды этих клеток. Безымпульсные нейроны (БН) характеризуются относительно низким значением потенциала покоя (30—50 мВ) и наличием спонтанных флюктуаций мембранного потенциала (до 10 мВ), частота которых совпадает с частотой разрядов мотонейронов-флексоров при одновременном торможении экстензоров. Повреждение БН приводит к прекращению ритмических движений ног. Маркировка БН ионами никеля позволила установить, что терминальные разветв-

ления их отростков вплотную подходят к отросткам мотонейронов-флексоров. Эти экспериментальные факты позволили включить БН в состав генератора ритма ходьбы и высказать предположение, что, по всей вероятности, медиатор, выделяемый БН, изменяет величину мембранного потенциала мотонейронов, приближая его к критическому уровню деполяризации (Pearson, Fourtner, 1975). Таким образом, в сегментарном генераторе ритма создается сбалансированная система интернейронов, несколько напоминающая структуру ритмоводителя в сердце позвоночных животных. В целом же исполнительный моторный центр сегментарного ганглия представляет собой низший уровень интеграции в нервной системе насекомых и является носителем программы того или иного стереотипного двигательного акта.

Хотя центральная программа и является наследственно детерминированной, ее нельзя представить как нечто застывшее и не подверженное изменению. Наблюдения показывают, что довольно часто комплексы фиксированных действий варьируют по интенсивности и полноте своего завершения. Так, например, состоящее из стереотипных реакций пищевое поведение падальных мух *Phormia* зависит от уровня пищевой депривации (Dethier, 1964). Некоторые наследственно обусловленные поведенческие реакции формируются у насекомых только после взаимодействия с окружающей средой. Это относится, например, к способности пчел ориентироваться по солнцу и зависящей от него поляризации небесного света. Если молодых пчел изолировать и содержать в темном помещении, то впоследствии на воле они приобретут способность к ориентации только через несколько дней после ознакомления с суточным движением солнца (Frisch, 1980).

Наконец, в современной литературе описаны случаи, когда генетические изменения обусловливают ту или иную форму КФД. Гены-переключатели могут влиять на пороги поведенческих актов как за счет прямого действия на нервные центры (Ikeda, Kaplan, 1970), так и опосредованно, когда гены воздействуют на обмен веществ или секрецию гормонов (Rothenbuhler, 1964). В конечном итоге изменение порогов определяет, проявится или нет данный КФД.

Все эти факты говорят о том, что введенное этологами понятие КФД не является абсолютным и приспособленным для обозначения некой обособленной формы поведения (Kandel, 1980). Частота выполнения и форма КФД может изменяться как под действием наследственных факторов, так и среды. Использование этого удобного для анализа простых форм поведения термина (КФД) не должно привести к убеждению, что инстинктивное поведение можно объяснить только действием генов (Manning, 1982).

Дискретные фиксированные акты в естественных условиях могут объединяться в сложные цепи, которые лежат в основе целенаправленного поведения при размножении, гнездовании, коммуникации, защите зоны обитания и при других жизненных актах. Наличие таких стереотипных, сразу же готовых к предъявлению

двигательных реакций особенно важно для животных с коротким сроком жизни. Так, например, самка роющей осы-сфекса, появляясь из куколки в течение нескольких недель после оплодотворения, должна вырыть гнездовую норку, затащить туда парализованного кузнечика, отложить яйца и зарыть вход в норку. Вскоре после этого оса погибает. Вполне естественно в этой связи говорить о «мудрости» инстинкта (Фабр, 1936).

Однако, как справедливо отмечает Фабр, столь же правомерно говорить и о «невежестве» инстинкта, так как если у кузнечика отстричь антенны и щупики, за которые сфекс обычно тащит парализованную жертву, то оса отказывается от своей добычи. Ни шесть ножек, ни яйцеклад не подходят осе при перетаскивании кузнечика. Этот пример иллюстрирует заметную жесткость инстинктивного поведения, которое имеет смысл только при очень ограниченных условиях реальной ситуации. «Инстинкт все знает в той неизменной области действий, которая ему отведена. Инстинкт ничего не знает вне этой области. Его участь — одновременно быть и высочайшим знанием и удивительной глупостью», — пишет по этому поводу Фабр (Fabre, 1936, с. 48).

Однако наряду с жесткими видоспецифичными формами поведения у насекомых обнаруживается поразительная склонность к обучению, позволяющая изменять поведение при столкновении с изменившейся обстановкой. В целом различные формы обучения можно охарактеризовать как адаптивные изменения индивидуального поведения в результате приобретенного опыта (Thorpe, Davenport, 1965).

Одной из наиболее примитивных несигнальных форм индивидуально приобретенных реакций является привыкание или угашение, которое заключается в прекращении реакции на постоянно действующий биологически индифферентный раздражитель. Так, например, охотничьи реакции богомола на модель мухи, отгороженную стеклом, угасают через 2—3 мин, причем наблюдается некоторая общая заторможенность пищедобывательных реакций (Balderrama, Maldonado, 1971; Maldonado, 1972). Эта форма обучения встречается и у низших беспозвоночных, однако механизмы привыкания могут различаться у животных, стоящих на разных уровнях филогенетического развития (Тушмалова, 1976; Воронин, Сергеев, 1979; Kandel, 1980).

Другая форма обучения базируется на суммации следов возбуждения в нервных центрах, вследствие чего возрастает реактивность животного на разнообразные раздражители. Такая сенсибилизация осуществляется по типу суммационного рефлекса и не связана с феноменом замыкания, который имеет место при классических условных рефлексах.

У насекомых сенсибилизация наиболее четко проявляется при наказании электрическим током. После электрического раздражения конечностей тараканы спасаются бегством при действии самых разнообразных, ранее индифферентных раздражителей (Manning, 1982). Суммационные рефлексы могут осуществляться в лю-

бых отделах ЦНС и вырабатываются даже у обезглавленных насекомых, которые обучаются держать конечность в согнутом состоянии при периодическом воздействии электрическим током (Horridge, 1962). Данная форма обучения также довольно часто встречается и у низших беспозвоночных.

Однако если примитивные формы обучения могут осуществляться с участием любых отделов нервной системы, то формирования более сложных приобретенных реакций определяются функцией интегративных структур мозга.

В ряду первичноротых наиболее совершенной структурной организацией мозга обладают насекомые и головоногие моллюски, у которых обнаружено настоящее ассоциативное обучение. В процессе обучения у общественных форм насекомых вырабатываются «истинные» условные рефлексы, по своим особенностям не отличающиеся от таковых у позвоночных животных (Лобашев, 1950; Воскресенская, 1957; Мазохин-Поршняков, 1968; Воронин, 1970; Лопатина, 1971).

Скорость образования и устойчивость условных рефлексов определяется уровнем биологической адекватности условных раздражителей.

Классическими работами Фриша (Frisch, 1980) установлено, что пчелы обладают цветовым зрением и цвет является для них одним из основных средств при ориентации на местности. Пчелы хорошо различают синий, желтый, черный и белый цвета, что обусловлено присутствием в их глазу трех светоприемников, которые воспринимают лучи, лежащие в желтой, синей и ультрафиолетовой частях спектра (при длине волны до 300 нм).

Для неподвижного фасеточного глаза пчел при восприятии наряду с формой фигуры большое значение имеет такой признак, как степень ее расчленения на составные элементы. По всей вероятности, в природе существует определенная зависимость между окраской и формой цветов и особенностями зрения насекомых-опылителей (Frisch, 1980). Глаз пчелы блестяще приспособлен для восприятия движений посторонних предметов во время полета и имеет критическую частоту мельканий порядка 200/с.

Наконец, глаз пчел обладает уникальной способностью воспринимать поляризованный свет и использовать его для ориентировки.

Опыты, проведенные в лаборатории Фриша, показали, что, если дальним ориентиром для пчел во время полета служит окраска цветка, то в непосредственной близости к цветку ведущая роль в распознавании его биологического значения принадлежит обонятельному анализатору (Frisch, 1980). Острота обоняния у пчел особенно высока по отношению к цветочным запахам и запаху их собственной пахучей железы — запахам, имеющим большое биологическое значение.

В связи с тем что на усиках пчелы обонятельные поры чередуются с механорецепторными волосками, осязательное и обонятельное восприятия связаны между собой и находятся в прямом соответствии с формой предмета.

Вкусовые рецепторы пчел сравнительно менее чувствительны. Сахарный сироп с 2%-ной концентрацией сахара пчелы не отличают от простой воды (Frisch, 1980). Очевидно, и здесь проявляется биологическая целесообразность, так как пчелы заготавливают концентрированный корм, кроме того, концентрация сахара в нектаре относительно высока и может достигать 40—70 %.

Использование перечисленных выше адекватных для пчел раздражителей может существенно отразиться на динамике процесса обучения. Так, например, по данным Фриша (Frisch, 1980), пчелы при обучении запоминают запах цветка после первого прилета, окраску только после 3—5 прилетов, а форму примерно после 20 прилетов.

Вопросы, связанные с динамикой процесса обучения у пчел, в нашей стране наиболее детально исследовались в лаборатории генетики поведения Института физиологии им. И. П. Павлова, которую длительное время возглавлял проф. М. Е. Лобашев. Сотрудниками этой лаборатории было показано, что скорость формирования пищевых и оборонительных условных рефлексов при предъявлении одиночных зрительных или обонятельных стимулов зависит от силы условных и безусловных раздражителей и от сложности задачи (Лобашев, 1951, 1955; Лопатина, 1953, 1971; Никитина, 1965; Пономаренко, 1975). Так, например, увеличение площади цветного круга, используемого в качестве условного раздражителя, в 16 раз может увеличить скорость выработки пищевого условного рефлекса в 2 раза.

Влияние сложности задачи на динамику процесса обучения особенно наглядно проявляется при выработке условного рефлекса на комплексный раздражитель, включающий зрительные и обонятельные стимулы. В данном случае реакция на отдельные компоненты комплекса затормаживается только на третий день опыта, когда после предъявления 44 сочетаний пчела начинает воспринимать комплекс как единый сложный сигнал (Лопатина, 1971). В то же время условные рефлексы на одиночные зрительные и обонятельные стимулы вырабатываются гораздо быстрее — после предъявления всего 1—12 сочетаний. По всей вероятности, в основе синтеза компонентов комплексного раздражителя при образовании условного рефлекса на сочетание цвета и запаха лежат более сложные механизмы, в первую очередь механизмы взаимодействия сенсорных систем — зрительной и обонятельной (Лопатина, 1971). Естественно, что это отражается на скорости формирования приобретенной реакции. Еще более медленно вырабатываются условные рефлексы на трехчленные цепи зрительных раздражителей, которые пчелы начинают воспринимать как единый сигнал только после 67—158 пищевых подкреплений (Чеснокова, 1959).

Возможность тонкого различения сложных сигналов у пчел сопряжена с процессами внутреннего торможения и в первую очередь с дифференцировочным торможением. Пчелы обучаются дифференцировать два последовательно предъявляемых раздражи-

теля (например, желтый и зеленый цвет) в том случае, если положительный (условный) раздражитель сопровождается пищевым подкреплением, а отрицательный (дифференцировочный) не подкрепляется. Дифференцировочное торможение вырабатывается после предъявления 5—6 сочетаний (Воскресенская, Лопатина, 1952).

Смена определенного набора приобретенных реакций осуществляется у пчел за счет угасательного торможения, которое в эксперименте достигается после 3—10 неподкреплений условного раздражителя (Воскресенская, Лопатина, 1952).

При отставлении пищевого подкрепления от начала действия условного сигнала на время от 15 с до 8 мин у пчел можно выработать запаздывательное торможение (Лопатина, 1971).

Наконец, у пчел возможно формирование условного тормоза, когда, например, реакция на условный сигнал (обонятельный) тормозится с помощью дополнительного раздражения (зрительного), в комбинации с которым условный сигнал не подкрепляется. Для выработки этого вида внутреннего торможения достаточно применение 10—15 сочетаний (Лопатина, 1971).

Таким образом, у пчел обнаружены все виды внутреннего (условного) торможения, с помощью которого становятся возможными тонкий анализ биологической значимости сигналов и смена не соответствующего условиям набора приобретенных реакций.

Способность перестраивать сложившуюся систему временных связей обусловливает высокую пластичность поведения насекомых. Она проявляется, например, в ускорении формирования приобретенных реакций за счет тренировки. В современной литературе это явление трактуется как формирование установки обучения (Manning, 1982). Наиболее простой вариант такого тренинга сводится к многократной переделке пищевого условного рефлекса у пчел (Никитина, 1957). В каждой серии опытов изменялся характер условного положительного сигнала — цвет подставки, на которой находилась кормушка. При этом оказалось, что при первой переделке для упрочения условного рефлекса потребовалось 16 сочетаний, тогда как при изменении условного раздражителя в третий раз для достижения стопроцентного уровня обучения потребовалось всего 8 сочетаний (Никитина, 1957). Эти факты свидетельствуют о том, что животные как бы усвоили принцип предлагаемой им задачи и при каждой последующей переделке обучались быстрее.

Не менее интересные факты, свидетельствующие о формировании установки обучения, дают опыты, в которых условные рефлексы образуются на обобщенные признаки раздражителей. У пчел такая удивительная способность к визуальному обобщению была обнаружена Г. А. Мазохиным-Поршняковым (1968, 1969). Оказалось, что при обучении пчелы способны узнавать геометрические фигуры (квадрат, треугольник) независимо от изменения их цвета, способа изображения и взаимного положения. Эта способность пчел к визуальному обобщению и элементарному абстра-

гированию позволяет говорить о конвергентном сходстве сложных форм поведения у насекомых и позвоночных животных (Лопатина, 1971; Мазохин-Поршняков и др., 1979).

Подводя некоторый итог, следует отметить, что при анализе сложных форм поведения насекомых проведение жесткой границы между врожденными и приобретенными реакциями имеет довольно условный характер и приемлемо только в дидактических целях.

И. П. Павлов отмечал, что образование условных рефлексов всегда основывается на врожденных, безусловнорефлекторных реакциях (Павлов, 1927). Обе формы поведения (инстинктивное и приобретенное) взаимно дополняют одна другую, и зачастую их трудно разграничить при анализе сложных приспособительных реакций. Обычно одни и те же рефлексы низшего уровня, как, например, рефлексы, связанные с организацией полета или ходьбы, могут быть пригодны для нескольких видов более сложного поведения, такого как миграция, поиск пищи или размножение. При этом контроль за реализацией тех или иных поведенческих команд, за общей регуляцией поведения принадлежит высшим интегративным центрам мозга, которые объединяют деятельность всего организма в соответствии с мотивацией и биологической полезностью действия (Ухтомский, 1942; Manning, 1982). Таким образом, возникает иерархическая система организации поведения, в котором очень сложно выделить врожденный и приобретенный компоненты.

Меннинг в монографии, посвященной поведению животных (Manning, 1982), предостерегает от элементов упрощенчества при анализе поведения. Примером такого упрощенчества является взгляд, когда инстинкт связывают только с действием генов, а обучение — только с влиянием среды. В развитии обеих форм поведения участвуют в той или иной мере как наследственные факторы, так и среда, причем часть информации обеспечивается генами, а часть поступает позднее из окружающей среды и при обучении. У различных отрядов насекомых может существовать наследственная предрасположенность к определенным видам обучения. Так, например, существуют различия между географическими расами пчел, имеющими определенный генотип по способу запоминания ориентиров источника взятка (Lindauer, 1976). Одни расы запоминают лучше ближние ориентиры, а другие — более удаленные. Эти различия генетически предопределены, так же как, скажем, поразительная способность к обучению у перепончатокрылых, выработавшаяся в процессе эволюции в зависимости от «общественного» образа жизни.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГОЛОВНЫХ ГАНГЛИЕВ НАСЕКОМЫХ

Один из подходов, который используется сравнительной физиологией для исследования развития «интеллектуальных» способностей насекомых, состоит в установлении корреляции

между структурой мозга и способностью к обучению. Мозг насекомых по сравнению с сегментарными ганглиями представляет собой второй, более высокий, уровень интеграции, где формируются моторные команды, координирующие двигательные реакции и их биологическую направленность.

Головные ганглии насекомых — надглоточный и подглоточный — вместе с окологлоточными коннективами образуют около-

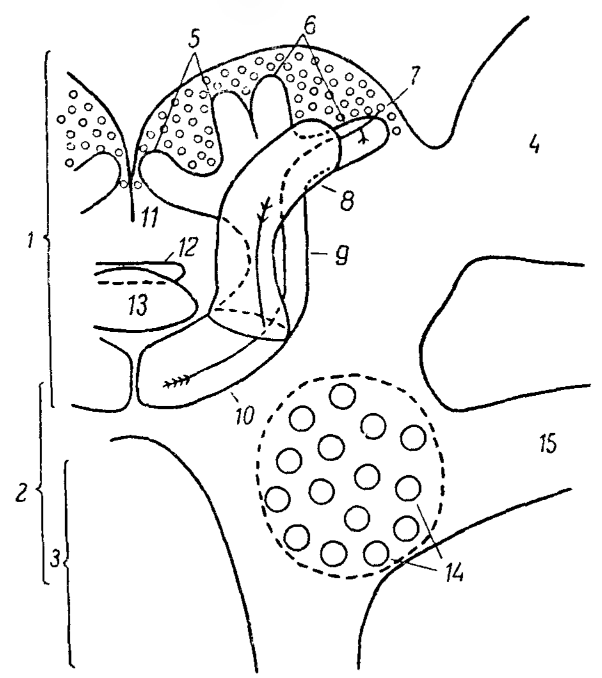


Рис. 51. Схема фронтального среза через надглоточный ганглий таракана *Periplaneta americana* (по: Weiss, 1974).

1 — протоцеребрум; *2* — дейтоцеребрум; *3* — тритоцеребрум; *4* — оптическая доля; *5* — медиальная чашечка; *6* — латеральная чашечка; *7* — глобулярная клетка; *8* — α-доля; *9* — ножка; *10* — β-доля; *11* — pars intercerebralis; *12* — протоцеребральный мост; *13* — центральное тело; *14* — антеннальная сенсорная доля; *15* — антеннальный нерв.

глоточное нервное кольцо. **Надглоточный ганглий** имеет сложное происхождение и состоит из трех отделов: протоцеребрума, дейтоцеребрума и тритоцеребрума.

Протоцеребрум состоит главным образом из ассоциативных и чувствительных нейронов. Он включает в себя большие оптические доли (рис. 51). В области оптических долей имеются три синаптические переключения, через которые осуществляется приток сенсорной информации от омматидиев в нервные центры. В состав протоцеребрума входит ряд ассоциативных центров, образующих структурированный нейропиль. Среди них выделяются парные стебельчатые, или грибовидные, тела, комплекс центрального

тела и протоцеребральный мост (рис. 51). Апикально между чашечками грибовидных тел расположена клеточная область, называемая pars intercerebralis. Здесь находится две группы нейросекреторных клеток. Гормоны, вырабатываемые этими клетками, управляют метаболическими реакциями, регулируют протекание линек, метаморфоза и диапаузы у насекомых. Клеточные тела, расположенные по периферии надглоточного ганглия, отделены друг от друга глиальными прослойками. Отростки этих нейронов тянутся в центральную часть ганглия и образуют неструктурированный нейропиль, состоящий из одиночных и собранных в пучки волокон. Неструктурированный нейропиль пересекается трактами, связывающими части структурированного нейропиля ипси- и контралатеральных сторон мозга. Допускается, что эта часть мозга играет важную роль в интегративном процессе.

Второй отдел надглоточного ганглия — *дейтоцеребрум*, или обонятельный мозг, содержащий состоящие из сферических гломерул обонятельные доли (рис. 51). К обонятельным долям подходят аксоны антеннального нерва, идущие от дистантных хеморецепторов на члениках антенн. Антеннальный нерв представлен двумя корешками — чувствительным, слагающимся из отростков рецепторных нейронов, и двигательным, состоящим из аксонов мотонейронов, иннервирующих мускулатуру антенн. От обонятельных долей начинается ольфакто-глобулярный тракт, идущий в протоцеребрум к грибовидным телам.

Третий отдел надглоточного ганглия — *тритоцеребрум* — представлен двумя симметричными долями, переходящими в окологлоточные коннективы. Нервы, идущие от тритоцеребрума, иннервируют верхнюю губу и мышцы рта. В тритоцеребруме локализованы высшие вегетативные центры насекомых. Они состоят из нейронов, которые контролируют работу всей вегетативной нервной системы.

Подглоточный ганглий имеет сложное происхождение и образуется в результате полного слияния трех ганглиев. Нервы (до 8 пар), отходящие от подглоточного ганглия, иннервируют сенсорные органы и мышцы рта, слюнные железы, шейные рецепторы и мышцы. Через подглоточный ганглий проходят восходящие и нисходящие волокна, осуществляющие его связи с надглоточным и торакальными ганглиями. В подглоточном ганглии содержатся нейросекреторные клетки, воздействующие на развитие половых желез у насекомых. Такова в общих чертах анатомическая организация головных ганглиев.

Наибольшее внимание как морфологов, так и физиологов привлекают структура и функция локализованных в протоцеребруме грибовидных тел (ГТ) и комплекса центрального тела (КЦТ), которым приписывается функция управления поведенческими последовательностями.

Детальное описание структуры и связей ГТ у таракана *Periplaneta americana* дано в работе американского морфолога Вейса (Weiss, 1974). Используя метод импрегнации серебра, Вейс пока-

зал, что ГТ таракана представлены парными, билатерально симметричными образованиями, каждое из которых состоит из двух вогнутых чашечек (латеральной и медиальной), ножки и отходящих от нее двух долей — α и β (рис. 51). Медиальная β-доля простирается к срединной линии, тогда как дорсальная α-доля восходит к фронтальной поверхности мозга. Над чашечками и вдоль их края лежат многочисленные мелкие тела глобулярных клеток (клетки Кеньона). Каждая глобулярная клетка представляет собой униполярный нейрон, отросток которого ветвится, посылая коллатерали в чашечку и в дистальные части α- и β-долей (рис. 51). Соответственно геометрии этих нейронов синаптические переключения сфокусированы в трех областях ГТ: в нейропиле чашечки и в дистальных частях обеих долей. Расположение отростков глобулярных клеток в равной мере определяет самую форму грибовидных тел, отделенных от соседнего неструктурированного нейропиля глиальной оболочкой. В системе волокон, образующих ГТ, принято различать так называемые внутренние волокна — отростки глобулярных клеток и внешние, проникающие в ГТ снаружи и являющиеся отростками клеточных тел, расположенных в других зонах мозга. Внутренние волокна в пределах ножки и долей ориентированы продольно и группируются в пучки, которые могут быть подвергнуты некоторому скручиванию. По данным Манчини и Фронтали (Mancini, Frontali, 1967), по ходу внутренних волокон у *Periplaneta americana* образуются синаптические контакты с толщиной синаптической щели 10—20 нм. Установить достаточную дифференциацию между пре- и постсинаптическими окончаниями этим авторам не удалось, так как светлые синаптические везикулы и уплотнения зачастую обнаруживались по обе стороны синаптической щели. Внутренние волокна могут контактировать как непосредственно, так и опосредованно через внешние волокна. Внешние волокна связывают ГТ с различными областями мозга и образуют афферентный вход, внедряясь в стенку чашечки и реже в ножку и α-долю. В нейропиле чашечки внешние волокна вступают в синаптический контакт с множеством внутренних волокон, которые далее проходят в α- и β-доли и в свою очередь переключаются на другую, эфферентную, группу внешних волокон, образующую премоторный выход.

Согласно данным Вейса (Weiss, 1974), стенки чашечек ГТ таракана состоят из двух хорошо различимых слоев: тонкий наружный (внутренняя зона), примыкающий к вогнутости чашечки, и состоящий из тянущихся тангенциально по направлению к ножке отростков глобулярных клеток (рис. 52). Под прямым углом от от этих отростков отходят тонкие коллатерали диаметром 1 мкм. Эти коллатерали пересекают внутреннюю зону и проходят в расположенный ниже второй слой (наружная зона). Наружная зона состоит из терминальных разветвлений коллатералей глобулярных клеток и афферентных внешних волокон, входящих в чашечку (рис. 52). Здесь в наружной зоне формируется нейропиль чашечки, где находится большинство синаптических переключений. Обычно

сравнительно небольшое число внешних волокон дивергентно проецируется на многочисленные дендритные разветвления глобулярных клеток, создавая таким образом предпосылку для пространственного распределения приходящей информации вдоль стенки чашечки.

Одним из наиболее сложных и противоречиво представленных в литературе вопросов является вопрос о связях ГТ с другими отделами мозга, особенно с учетом видовой специфичности этих связей.

К числу внешних волокон, образующих вход в чашечки ГТ *Periplaneta americana*, относятся ветвящиеся аксоны четырех ин-

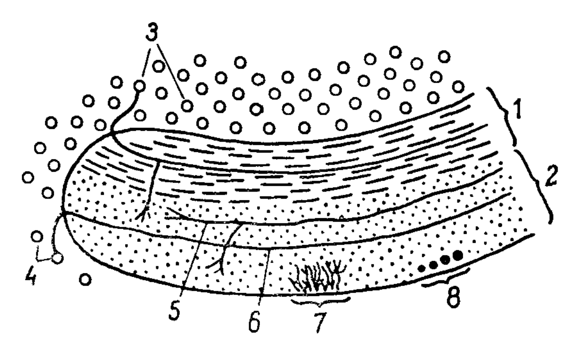


Рис. 52. Поперечный срез через стенку чашечки грибовидного тела *Periplaneta americana* (по: Weiss, 1974).

1 — внутренняя зона; *2* — внешняя зона; *3* — тела глобулярных клеток; *4* — тела наружных глобулярных клеток; *5* — внешнее радиальное волокно; *6* — тонкое тангенциальное волокно; *7* — чашечковый тракт; *8* — отростки четырех нейронов.

тернейронов, тела которых лежат в точке, где задневентральная поверхность оптической доли соединяется с протоцеребрумом (Weiss, 1974). К сожалению, функциональная роль четырех интернейронов пока не определена, хотя априори их участие в интегративном процессе не вызывает сомнения.

Большинство входящих в ГТ таракана волокон является ответвлением ольфакто-глобулярного тракта (ОГТ), который идет от антеннальной доли дейтоцеребрума к ГТ. Топография ветвлений ОГТ в пределах ГТ наиболее подробно изучена на примере латеральной чашечки (Weiss, 1974). Базируясь на морфологических наблюдениях, Вейс приходит к заключению, что волокна, идущие от ОГТ, по своей численности превосходят все прочие внешние волокна, идущие к чашечке. Одновременно отмечается параллелизм в степени развитости ГТ и антеннальных долей. Эти факты позволяют автору сделать вывод, что ГТ являются вторичным центром по переработке ольфакторной информации, поступающей от антеннальных долей. Общая же интегративная функция ГТ как коллектора информации, поступающей из различных отделов мозга, по мнению Вейса, является весьма проблематичной и нуждается в переосмыслении. Однако этот вывод, на наш взгляд,

является несколько категоричным, так как имеются факты, не согласующиеся с данной позицией. Во-первых, несмотря на то что преобладающее количество идущих к чашечкам волокон представляют собой дериваты ОГТ, они являются отнюдь не единственными. Сам автор отмечает присутствие в наружной зоне чашечек внешних радиальных волокон неизвестного происхождения (рис. 52). Пока нет никаких доказательств, что эти волокна также являются производными ОГТ. В равной мере это относится и к аксонам четырех интернейронов, терминальные разветвления которых внедряются в наружную зону чашечек (рис. 52). Во-вторых, сам ОГТ является далеко не однородным образованием, так что анатомическое и физиологическое представление об этом тракте как образовании едином по структуре и функции может не совпадать. Так, например, в литературе имеются указания, что в состав ОГТ у таракана вливаются волокна, идущие от подглоточного ганглия (Jawlowski, 1953) и от тритоцеребрума (Willey, 1961). Следовательно, антеннальные доли не являются исходной инстанцией тракта. Сам Вейс (Weiss, 1974) допускает наличие связей между ОГТ и комплексом центрального тела. Идентичные данные о связях с КЦТ приводит и Ханстрем (Hanström, 1928). Кроме того, в состав ОГТ подключаются аксоны нейронов, тела которых лежат в pars intercerebralis протоцеребрума у таракана (Bretschneider, 1914; Weiss, 1974). Таким образом, ОГТ, по-видимому, является функционально неоднородным образованием и принимает волокна из различных областей мозга.

В качестве одного из доказательств узко специализированной (ольфакторной) функции ГТ Вейс приводит факт отсутствия связей между оптическими долями и ГТ у таракана. В 1928 году Ханстрем (Hanström, 1928), использовав метод импрегнации по Гольджи, описал оптико-глобулярный тракт у *Periplaneta americana*. Позднее его данные были подтверждены в работе Явловского (Jawlowski, 1963). Однако Вейс (Weiss, 1974) признает эти данные недостаточно аргументированными и ставит вопрос о существовании этого тракта под сомнение. Вместе с тем отвергается представление Ханстрема о том, что возможной функцией ГТ является интеграция оптической и ольфакторной информации. Если следовать логике данного автора, то оценка биологической важности этих сенсорных модальностей должна происходить в различных отделах мозга, а именно в оптических долях для оптической и в ГТ для ольфакторной информации. Тогда резонно возникает вопрос: где же все-таки происходит координация целостных реакций организма? По всей вероятности, приоритет в этом плане должен оставаться за надглоточным ганглием, а не за сегментарными, где находятся исполнительные моторные центры. Кроме того, при отсутствии прямых связей материальной основой межцентральных взаимодействий в мозге могут быть связи опосредованные, реальность существования которых доказана у чешуекрылых (Pearson, 1971).

Помимо перечисленных выше трактов, связывающих ГТ с другими отделами мозга таракана, следует упомянуть о возможных

связях с КЦТ. В литературе имеются упоминания о присутствии прямых связей между чашечками ГТ и центральным телом (Bretschneider, 1914). Однако более поздние исследования не подтвердили этих данных, хотя вопрос о наличии опосредованных связей через неструктурированный нейропиль пока остается открытым (Pearson, 1971; Schürmann, 1973).

Очевидно, общий план строения и характер связей ГТ, разобранный нами на примере таракана, в деталях не будет повторяться у других отрядов насекомых. В равной мере и функция ГТ у более высоко организованных представителей этого класса не будет ограничиваться только обработкой ольфакторной информации. Тараканы относятся к наиболее древним представителям крылатых насекомых и по своему «интеллекту» уступают социальным формам этого подкласса. Чем же обусловлены эти структурные различия? В настоящее время наиболее досконально с применением световой и электронной микроскопии исследована структура ГТ у пчел. Эти исследования показали, что ГТ пчел представляют собой довольно массивные парные образования, увенчанные двойной чашечкой. Если сравнить их форму с таковой у таракана, то обращает на себя внимание гораздо больший диаметр ножки и громадное количество тел глобулярных клеток, которое может достигать $17 \cdot 10^4$ (Mobbs, 1982). В отличие от полностью гломерулярной гомогенной чашечки таракана в чашечках пчелы обнаруживается выраженная зональность. Гломерулярной структурой обладает только расположенная у основания чашечки область, так называемый базальный круг. Остальная часть стенки чашечки имеет преимущественно волокнистую структуру и образует еще две концентрические нейропильные области — воротничок и лежащие дистальнее губы. Расположение тел и отростков глобулярных клеток в пределах чашечки также отличается концентрической зональностью. В целом насчитывается 5 групп глобулярных клеток, отличающихся одна от другой геометрией нейронов и дендритной специализацией. Наибольшее количество отростков третьей и четвертой группы клеток обнаруживается в области базального круга, пятой группы соответственно в области воротничка и первой в области губ (Mobbs, 1982). Таким образом, отростки каждой из клеточных групп в чашечке распределяются по концентрическим контурам. В пределах каждого контура дендритные поля соседних глобулярных клеток в значительной степени перекрываются, а аксоны собираются в пучки, которые далее переходят в ножку и образуют своеобразные колонки, определяющие слоистую структуру последней.

Перекрытие дендритных полей позволяет допустить возможность обмена информацией между соседними глобулярными клетками. Вполне вероятно, что функциональной единицей в ГТ являются не одиночные глобулярные клетки, а образованные из них колонки (Mobbs, 1982). Естественно, что эта гипотеза должна быть подкреплена данными физиологического эксперимента. При планировании такого эксперимента необходимо учитывать очень мел-

кий размер глобулярных клеток, который затрудняет внутриклеточные отведения. По всей вероятности, наиболее перспективна регистрация фокальных потенциалов от отдельных колонок.

Более совершенное развитие ГТ у перепончатокрылых проявляется не только в организации нейропиля чашечки, но и в богатстве связей этого центра с другими областями мозга. Если у таракана к числу этих связей можно отнести только ОГТ и неидентифицированные пучки волокон, идущие в ГТ из протоцеребрального нейропиля, то у пчел вполне определенно установлено наличие оптического тракта. Он проходит от второго и третьего переключений оптической доли и внедряется в латеральную чашечку ГТ. В пределах чашечки оптический тракт вливается в наружный круговой тракт, посылающий множественные окончания в область воротничка. Таким образом, оптический вход в латеральной чашечке приобретает довольно ограниченную проекционную зону. По всей вероятности, развитие воротничка у перепончатокрылых связано с функцией оптического тракта (Mobbs, 1982).

ОГТ у пчел имеет топографию, сходную с отмеченной ранее у таракана, однако в чашечках его проекции ограничены областью базального круга, где он проходит в составе внутреннего кругового тракта чашечки, и частично областью губ. Основываясь на этих морфологических данных, можно сказать, что у перепончатокрылых в дополнение к ольфакторному входу и входу от хемо- и механорецепторов рта (волокна, идущие от тритоцеребрума и подглоточного ганглия в составе ОГТ) подключается значительный визуальный вход, имеющий ограниченные проекции и влияющий на структуру чашечки (Klemm, 1976; Mobbs, 1982). Кроме этих двух мощных приходящих трактов, в ГТ пчелы внедряется множество внешних одиночных волокон, которые идут из окружающего неструктурированного нейропиля.

Связи ГТ пчелы не ограничиваются только приходящими трактами. В настоящее время идентифицировано несколько волоконных трактов, идущих от ГТ в различные области мозга. Наиболее существенные из них следующие: 1) верхняя дорсальная протоцеребральная комиссура, связывающая чашечки, α- и β-доли с билатерально симметричными структурами противоположной стороны мозга; 2) переднелатеральный протоцеребральный тракт, идущий от α-долей в переднелатеральный протоцеребрум; 3) тракт, идущий от α-долей к оптическим долям, представляющий собой петлю обратной связи, обеспечивающую коррекцию моторного выхода (Vowles, 1964); 4) тракт, связующий α- и β-доли с чашечкой, т. е. реверберирующий контур обратной связи; 5) тракт, соединяющий β-доли обеих сторон мозга; и, наконец, 6) прямой тракт, идущий от β-доли ГТ к комплексу центрального тела, существование которого оспаривается у таракана. Этот тракт у пчелы состоит из 20—30 волокон и имеет в диаметре 6—8 мкм (Mobbs, 1982).

По всей вероятности, наличие такой разнообразной системы связей ГТ у социальных перепончатокрылых не является случай-

ным явлением и позволяет допустить их участие в интегративных процессах.

Ультраструктурные исследования связей внутренних волокон в пределах ГТ также подкрепляют эту точку зрения. Наиболее детальное сравнительное описание этих связей приводится в работе Шюрмана (Schürmann, 1974), выполненной на пчеле (*Apis*

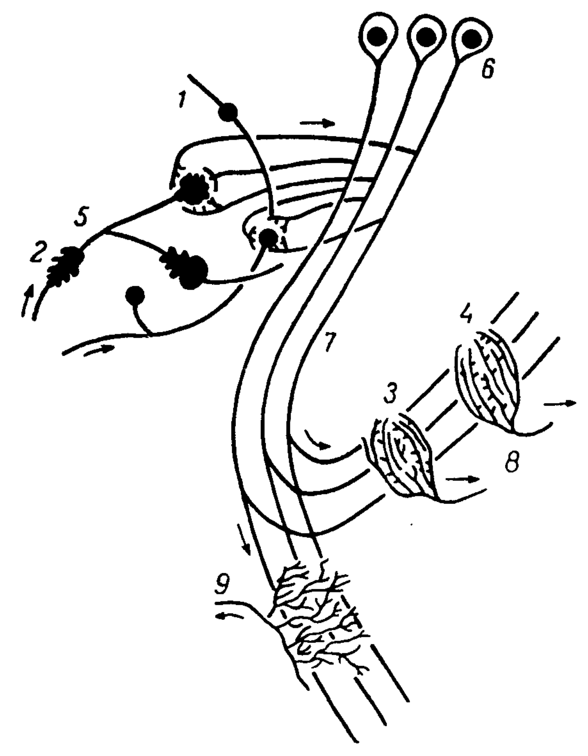


Рис. 53. Схема соединения внутреннего глобулярного нейрона с наружными элементами в грибовидном теле сверчка *Acheta domesticus* (по: Schürmann, 1974).

1, 2 — бутоны различных внешних элементов, которые связаны с внутренними дендритами чашечки; *3, 4* — постсинаптические внешние волокна; *5* — чашечка; *6* — тела глобулярных клеток; *7* — ножка грибовидного тела; *8* — α-доля; *9* — β-доля.

mellifera), сверчке (*Acheta domesticus*) и таракане (*Periplaneta americana*). Как следует из этой работы, внешние приходящие волокна на своих ветвлениях в пределах чашечки образуют бутонообразные утолщения (рис. 53, *1*, *2*). По ходу каждого волокна может возникать значительное число таких утолщений (до 10), которые имеют пространственный контакт с дендритными разветвлениями внутренних волокон глобулярных клеток (рис. 53, *6*). В зоне этого контакта образуются многочисленные *дивергентные синапсы*, в которых утолщения играют роль пресинаптических, а дендритные разветвления — постсинаптических окончаний. При этом одно

бутонообразное утолщение может одновременно вступать в синаптический контакт с множеством постсинаптических окончаний (до 50), за счет чего на входе создается своеобразная воронка, повернутая расширенным концом в сторону чашечки. Постсинаптические дендритные ветвления могут иметь шипикообразную или пучкообразную форму. Иногда терминали внутренних волокон имеют форму концевых колб. Следует отметить, что у пчел внешнее волокно с бутонообразными утолщениями пронизывает более крупные поля дендритных постсинаптических ветвлений, чем идентичное волокно у таракана и сверчка (Schürmann, 1974).

Таким образом, возбуждение, приходя по внешним волокнам, передается через дивергентные синапсы на внутренние волокна глобулярных клеток. Далее, если не учитывать взаимодействие соседних дендритных полей (Mobbs, 1982), возбуждение распространяется по ходу внутреннего волокна в ножку ГТ. Диаметр внутренних волокон в ножке варьирует в пределах от 0.1—1 мкм. Общая длина ножки ГТ у пчелы составляет 230 мкм, а у сверчка соответственно 380 мкм. Средняя скорость проведения по тонким внутренним волокнам ножки составляет 0.2 мм/мс (Maynard, 1967). При данной скорости среднее время, затрачиваемое на проведение возбуждения от дивергентного синапса до β-доли, составляет 3.5 мс (Schürmann, 1954). Естественно, что для одиночного волокна скорость проведения будет определяться его диаметром. У пчел и сверчков, так же как и у тараканов, в пределах ножки и обеих долей обнаружены синаптические контакты как между внутренними волокнами, так и между внешними и внутренними волокнами (Mancini, Frontali, 1967; Schürmann, 1974). У пчелы и сверчка между внутренними волокнами синапсы с продольным контактом не имеют поляризации. Природа этих синаптических переключений окончательно не установлена, хотя имеются аргументы как за химический, так и за электрический механизмы передачи (Maynard, 1956; Schürmann, 1974).

В α- и β-долях, которые представляют выход всей системы, сравнительно небольшое число уходящих внешних волокон вступают в синаптический контакт с многочисленными внутренними волокнами ГТ. Уходящие внешние волокна обычно имеют плоскостное расположение, и их концевые разветвления подходят перпендикулярно к внутренним волокнам (рис. 53). Эти разветвления могут занимать различную площадь и пересекают внутренние волокна на различном расстоянии друг от друга вдоль продольной оси долей. В связи с тем что разветвления внешних волокон могут одновременно образовывать синапсы с сотнями и даже тысячами внутренних волокон, на выходе ГТ наблюдается явление конвергенции, которое создает основу для интегративной функции этого центра.

Специфическая структура ГТ, обсужденная выше, позволяет априори говорить об их возможной функции. На этот счет в современной морфологической литературе существуют следующие точки зрения. Одна из них сводится к тому, что ГТ есть специализиро-

ванная *структура мозга, предназначенная для обработки информации и принятия решения после сопоставления афферентации от различных сенсорных входов* (Vowles, 1964). В пользу этой точки зрения свидетельствуют разнообразные связи ГТ с сенсорными системами (по крайней мере у пчел) и наличие многоканальной системы внутренних волокон, где может происходить оценка поступающей информации и выработка соответствующих «команд», поступающих в конечный, общий, премоторный путь. В самом деле, сенсорный приток, проходя через дивергентные синапсы, распределяется между множеством параллельных каналов, взаимодействующих между собой в пределах ножки за счет наличия синапсов с продольными контактами. Это взаимодействие может иметь возбуждающий характер и приводить к усилению и синхронизации активности в смежных каналах. С другой стороны, взаимодействие может реализоваться в форме усиления контраста и выборочного торможения определенных каналов. Дальнейший процесс интеграции может осуществляться на выходе системы в α- и β-долях, где множество параллельных каналов сходится к сравнительно немногочисленным внешним волокнам.

Согласно следующей точке зрения, ГТ являются *структурой, предназначенной для контроля временно́й последовательности поведенческих актов* (Schürmann, 1974; Klemm, 1976; Mobbs, 1982). Предпосылкой для этой гипотезы являются следующие соображения. Во-первых, скорость проведения возбуждения по различным каналам системы ГТ лимитируется диаметром внутренних волокон. Соответственно время проведения будет дифференцированным для различных каналов. Во-вторых, как следует из описания ультраструктуры ГТ, концевые разветвления выходящих из α- и β-долей внешних волокон контактируют с внутренними волокнами на различных пространственно разнесенных относительно продольной оси долей уровнях (рис. 53, *4*). Следовательно, возбуждение, распространяясь по внутренним волокнам, будет проходить различный путь до места синаптического переключения на внешнее волокно, и это также отразится на времени проведения по различным каналам. Для случая, представленного на рис. 53, возбуждение на внешнее волокно *4* будет передаваться с некоторой задержкой по отношению к сходному процессу на волокне *3*. Аналогичным образом на разрешающие способности каждого канала будет влиять и площадь, занимаемая концевыми разветвлениями внешних волокон в зоне их контактов с внутренними волокнами в α- и β-долях.

Эти структурные особенности потенциально могут определить последовательность разрядов во внешних волокнах, распространяющихся от ГТ к моторным центрам в сегментарных ганглиях. Таким образом, ГТ могут контролировать временну́ю последовательность поведения. Шюрман (Schürmann, 1974) проводит аналогию структурной организации ГТ и клеточных элементов мозжечка позвоночных животных. Он сравнивает глобулярные клетки ГТ с гранулярными клетками мозжечка, также обладающими Т-

или Y-образно ветвящимся отростком, параллельные ветви которого вступают в синаптический контакт с клетками Пуркинье. В данном случае клетки Пуркинье могут быть аналогами внешних волокон, идущих от ГТ, а мшистые волокна мозжечка, идущие к гранулярным клеткам, — аналогами приходящих к ГТ внешних волокон. Примечательно, что последовательность разрядов клеток Пуркинье определяется активностью параллельных (тангенциальных) отростков гранулярных клеток, которые пересекают дендриты клеток Пуркинье на определенном расстоянии друг от друга. Иными словами, в мозжечке допускается сходный с ГТ механизм временно́й организации разрядов клеток Пуркинье (Braitenberg, 1961). Естественно, эта аналогия нуждается в подкреплении данными физиологического эксперимента.

Наконец, согласно третьей гипотезе, которая частично базируется на морфологических данных, ГТ являются *структурой, принимающей участие в формировании краткосрочной памяти у насекомых* (Mobbs, 1982). Известно, что одним из механизмов сохранения следов в нервной системе может быть реверберация импульсов в замкнутых цепях нейронов. Морфологической основой такого механизма в ГТ может быть тракт, связывающий выход (β- и α-доли) со входом (чашечкой). Он образует своеобразную петлю обратной связи, которая, по мнению некоторых авторов, может определять возникновение длительных разрядов в нейронах ГТ (Vowles, 1964; Howse, 1975; Mobbs, 1982). По всей вероятности, эта длительная активность влияет на порог возникновения последующих поведенческих реакций (Howse, 1975).

Таким образом, мы видим, что морфологические исследования стимулировали возникновение целого ряда гипотез о функциях ГТ. Вполне естественно, эти гипотезы должны соответствовать физиологическим данным, речь о которых пойдет несколько дальше.

К сожалению, структура другого важного центра надглоточного ганглия — КЦТ — изучена менее детально. Наиболее фундаментальной работой в этом плане является исследование Вильямса (Williams, 1975), выполненное на саранче *Schistocerca gregaria*. Хотя структура КЦТ менее подвержена видовой вариабельности, чем ГТ, полученные Вильямсом данные могут быть перенесены на другие объекты со значительной долей осторожности.

Как установлено Вильямсом, КЦТ представляют собой строго упорядоченную структуру, которая формируется отростками 64 нейронов. Клеточные тела этих нейронов локализованы в pars intercerebralis кзади от тел нейросекреторных клеток. Клеточные тела скомпанованы в 16 групп по 4 сомы в каждой (рис. 54). Соответственно их отростки образуют 16 мелких пучков, которые внедряются в протоцеребральный мост по 8 с каждой стороны от места вхождения срединного оцеллярного нерва. Пучки разделяют мост на 16 секций, обозначенных на рисунке цифрами (от *1* до *8* — левые и от *8* до *1* — правые). В пределах моста волокна всех пучков ветвятся, а затем по выходе из моста образуют заднюю

хиазму (перекрест) (рис. 54, *P. ch.*) и идут к ипси- и контралатеральным сторонам центрального тела (рис. 54, *CB*).

В пределах эллипсоидного тела волокна пучков вторично ветвятся и затем, выходя из эллипсоидного тела, формируют волокнистый комплекс вентрального желобка (*v. g. f. c.* на рис. 54), где имеет место третий перекрест. В итоге все волоконные тракты, которые начинаются с левой стороны протоцеребрального моста,

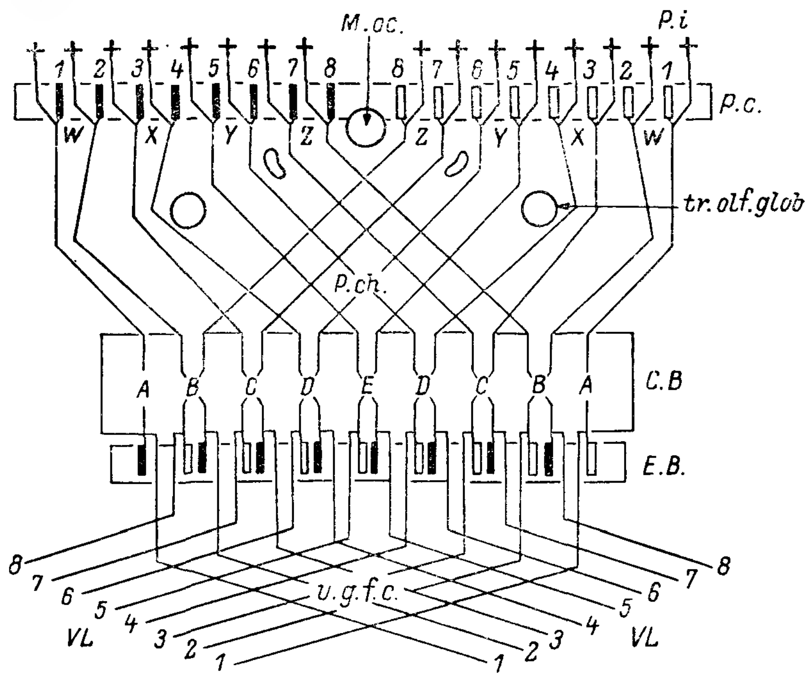


Рис. 54. Схема расположения нервных элементов в комплексе центрального тела саранчи *Schistocerca gregaria* (по: Williams, 1975).

P. i. — pars intercerebralis; *M. oc.* — оцеллярный нерв; *P. c.* — протоцеребральный мост; *P. ch.* — задняя хиазма; *CB* — центральное тело; *EB* — эллипсоидное тело; *VL* — латеральный протоцеребрум; *tr. olf. glob.* — ольфакто-глобулярный тракт; *v. g. f. c.* — волоконный комплекс вентрального желобка; *W*, *X*, *Y*, *Z* — дорсальные волоконные пучки, каждый из которых содержит 2 пучка центрального комплекса; *A*, *B*, *C*, *D*, *E* — позиции компонентов центрального комплекса. Остальные пояснения в тексте.

переходят в правую сторону вентрального желобка и, напротив, волокна от правой половины моста идут в левую часть вентрального желобка. Конечные разветвления этих трактов обнаруживаются в латеральных и передних областях протоцеребрального нейропиля.

Таким образом, КЦТ представляет собой упорядоченную, ориентированную в дорсовентральном направлении систему с тремя перекрестами и контралатеральным выходом волокон. Сама структурная организация комплекса позволяет допустить, что он служит для связей между двумя сторонами мозга. Об участии КЦТ в интегративном процессе свидетельствуют его много-

численные связи с различными отделами мозга. У тараканов помимо связей КЦТ с латеральными и передними областями протоцеребрума обнаружены контакты этого комплекса с волокнами ольфакто-глобулярного тракта (Weiss, 1974). У пчел, как уже отмечалось ранее, идентифицирован тракт, связующий КЦТ с β-долями ГТ (Mobbs, 1982). Имеются указания о косвенных связях КЦТ с оптическими долями за счет ответвлений оптического тракта к протоцеребральному мосту (Klemm, 1976). Наконец, у пчел постулировалась непрямая связь КЦТ с дорсальными глазками — оцеллями — через протоцеребральный мост (Kenyon, 1896). Впрочем, последующие морфологические исследования не подтвердили наличия этой связи (Klemm, 1976).

Очевидно, что, как и в случае ГТ, связи КЦТ с другими отделами мозга свидетельствуют только о потенциальных возможностях этой системы в осуществлении интегративного процесса. Теперь рассмотрим, каким образом высказанные на базе морфологических данных гипотезы подкрепляются физиологическими исследованиями.

ФУНКЦИИ ИНТЕГРАТИВНЫХ ЦЕНТРОВ НАДГЛОТОЧНОГО ГАНГЛИЯ НАСЕКОМЫХ

Представление о том, что ГТ могут быть вторичными ассоциативными центрами, предназначенными для конечной обработки информации, аргументируется данными электрофизиологических экспериментов, которые показывают присутствие нескольких сенсорных входов, идущих к ГТ. Так, например, в зоне расположения чашечек ГТ у пчелы и сверчка обнаружены нейроны, отвечавшие разрядами на световые стимулы (Vowles, 1964; Dingle, Fox, 1966). Сходные реакции, к сожалению, неидентифицированных нейронов регистрировались и в медиальном протоцеребруме таракана (Dingle, Caldwell, 1967; Лапицкий, 1982). Впрочем, в настоящее время имеются работы, выполненные и на идентифицированных нейронах, которые окрашивались после опыта прочионовыми красителями.

В первую очередь имеются в виду данные Хомберга и Эрбера (Homberg, Erber, 1979), полученные на нейронах, локализованных вблизи α-доли ГТ пчелы. Отростки этих нейронов принадлежат к системе внешних волокон, внедряющихся в ГТ. В данном случае из 70 нейронов, активность которых регистрировалась, 25 (36 %) отвечали на освещение сложного глаза. Эти факты говорят о том, что, хотя ведущая роль в анализе зрительной информации принадлежит оптическим долям, часть ее, по крайней мере у пчел, приходит в ГТ и прилежащий к ним неструктурированный нейропиль. Не менее интересны данные о наличии акустических проекций в протоцеребруме насекомых. Редером (Roeder, 1967) в мозге некоторых ночных бабочек обнаружены интернейроны, которые отвечали разрядами на ультразвуковые посылки летучих мышей с частотой заполнения порядка 40 кГц. Способность к распознаванию эхолокационных сигналов позволяет бабочке обнаружить

преследователя на расстоянии около 30 м. Среди описанных Редером интернейронов были обнаружены единицы, в которых акустические ответы тормозились одновременной зрительной стимуляцией, что говорит о наличии конвергенции и элементов межсенсорного синтеза в мозге насекомых (Roeder, 1969). Чувствительные к акустическому входу нейроны обнаружены в латеральном протоцеребруме саранчи (Horridge, 1964). В лаборатории Хюбера на сверчках выполнен целый цикл уникальных работ, посвященных роли мозга в переработке звуковой информации (Huber, 1983). В зоне, расположенной рядом с α-долей ГТ, морфологически и электрофизиологически идентифицированы так называемые локальные интернейроны, которые имеют акустический вход от аксонов восходящих интернейронов, тела которых лежат в первом грудном ганглии, а дендриты перекрываются с первичными слуховыми волокнами, идущими от тимпанального органа (Boyan, 1980, 1981; Boyan, Williams, 1982). Один из локальных интернейронов, имеющий разветвление отростка в районе α-доли, обладает наименьшим порогом импульсного ответа при частоте звуковой посылки 4—5 кГц, соответствующей в поведенческом плане «призывной песне». Другой интернейрон имеет более обширное, чем первый, ветвление отростка в прилежащем к ГТ нейропиле и преимущественно настроен на частоту «песни ухаживания» (13—15 кГц). На этом нейроне было обнаружено интересное явление, выражавшееся в подавлении ответа на высокочастотный сигнал (13 кГц) при добавлении к этому контрольному тону второго тестового тона, имевшего частоту «призывной песни» (4.5 кГц). По всей вероятности, в данном случае мы сталкиваемся с фактом реципрокного воздействия на локальный интернейрон двух входов, несущих биологически важную информацию. При этом возбуждение, вызванное каналом, настроенным на частоту «песни ухаживания», подавляется тормозным входом, передающим информацию «призывной песни». Хотя механизм этого взаимодействия до конца не исследован, можно думать, что он играет существенную роль в процессе оценки биологически значимой информации и принятия соответствующего решения. Установлено, что решение, которое реализуется в форме адекватных команд, адресованных к сегментарным моторным центрам, передается по идентифицированным морфологически и физиологически нисходящим интернейронам (Elsner, Popov, 1978; Попов, 1979; Boyan, Williams, 1981). Обычно фазные разряды этих нисходящих интернейронов предшествуют соответствующим поведенческим реакциям сверчка, например генерации ответного коммуникационного сигнала — «песни ухаживания». Все эти факты опять-таки указывают на то, что головные ганглии играют существенную роль в инициации и контроле акустического поведения насекомых.

Кроме акустического и оптического входов, в ГТ и окружающий их нейропиль приходят многочисленные проекции от первичного ольфакторного центра в дейтоцеребруме. При электрическом раздражении антеннального нерва в чашечках с латентным перио-

дом 40—70 мс регистрируется суммарный пиковый потенциал, амплитуда которого может достигать 30 мВ (Maynard, 1956). По всей вероятности, этот потенциал представляет собой результат синхронизированной активности многих внутренних волокон ГТ. Высокая степень синхронизации разряда может быть обусловлена синаптическим взаимодействием внутренних волокон в ножке ГТ.

Электрофизиологическими методами в ГТ пчелы зарегистрированы импульсные ответы, вызванные раздражением механорецепторного входа (Vowles, 1964). При растяжении брюшка в медиальной чашечке ГТ эти ответы возникали с довольно большим латентным периодом от 40 мс до 2 с и были довольно вариабельны по длительности и частоте. В прилежащем к ножкам ГТ нейропиле у таракана также были обнаружены нейроны, отвечавшие импульсной реакцией на механическое раздражение проприорецепторов конечности (Лапицкий, 1982; Лапицкий, Ковалев, 1983). 40 % из этих нейронов оказались полимодальными и отвечали на раздражение различных сенсорных входов. Этот факт позволяет думать, что ГТ и окружающий их неструктурированный нейропиль являются ассоциативным центром, где осуществляется межсенсорное взаимодействие. Гипотеза, согласно которой ГТ приписывается функция своеобразного *таймера, определяющего временную последовательность поведенческих актов*, базируется главным образом на физиологических экспериментах Хюбера (Huber, 1960), который раздражал различные локусы в ГТ сверчков. По его данным, стимуляция дорсальных областей чашечки ГТ тормозит пение у сверчков, напротив, локальное электрическое раздражение ножки и α-, β-долей позволяет получить «призывные песни» и «песни ухаживания», имеющие определенный частотный спектр. В более поздней работе, вышедшей из этой же лаборатории, отмечается, что при раздражении центральной части чашечки, а также областей, прилежащих к α-доле и к ножке, у кузнечика *Gomphocerus rufus* наблюдается возникновение поведенческой последовательности «ухаживания» (Wadepuhl, Huber, 1979). Как отмечается в данной работе, локальное раздражение зон, расположенных дорсальнее или каудальнее по отношению к выше указанным, не вызывает аналогичного эффекта. В последнем случае удается получить только пение, не сопровождаемое двигательными реакциями, связанными с комплексом «ухаживания» (Wadepuhl, Huber, 1979). Приведенные здесь факты позволяют авторам допустить, что ГТ является той системой, которая определяет последовательность двигательных компонентов в сложном комплексе фиксированных действий. Это допущение вполне согласуется с характером структурной организации ГТ (Schürmann, 1974; Mobbs, 1982).

Определенные поведенческие последовательности могут быть вызваны при раздражении мозга и у других видов насекомых. Так, например, в условиях хронического опыта можно наблюдать пищедобывательные реакции у саранчи при раздражении центральных отделов протоцеребрума (Rowell, 1963). Раздраже-

ние ножки ГТ у пчел может спровоцировать агрессивное поведение этих насекомых (Vowles, 1964).

Вопрос о специфичности различных локусов мозга в плане вызова того или иного типа поведенческих реакций до сих пор остается дискуссионным. Большинство исследователей считают, что нисходящие «команды», идущие из мозга, не обладают специфичностью (Otto, 1971; Rowell, 1971). Скорее всего, они просто модулируют возбудимость сегментарных моторных центров, которые являются носителями программы того или иного моторного акта (Свидерский, 1980). По всей вероятности, избирательно изменяя порог исполнительных центров, ГТ выполняют функцию стрелочного, переключающего механизма, контролирующего последовательность поведенческих комплексов (Huber, 1974; Howse, 1975; Свидерский, 1980).

Как уже упоминалось ранее, обнаружение в ГТ реверберационных контуров позволяет думать об участии этой структуры в формировании краткосрочной памяти (Howse, 1975; Mobbs, 1982). Большинство работ физиологического цикла, посвященных этому вопросу, выполнено на пчелах, которые, если можно так выразиться, обладают наиболее развитым «интеллектом». Одним из экспериментальных подходов в этих исследованиях является изучение последствий удаления ГТ при выработке условных рефлексов. Как правило, двустороннее разрушение чашечек ГТ приводит к утрате ранее выработанных пищевых условных рефлексов (Воскресенская, 1957; Туранская, 1972). Временное нарушение условнорефлекторной деятельности пчел можно вызвать локальным охлаждением различных структур мозга пчелы. Эрбер и соавторы (Erber et al., 1980) вырабатывали у пчел пищевой условный рефлекс, выражавшийся в разворачивании хоботка, при подаче запахового раздражителя (запах розмарина). Безусловным подкреплением был контакт антенны с капелькой сиропа. После выработки стойкого условного рефлекса у иммобилизованных подопытных пчел с помощью металлических микрозондов проводилось локальное охлаждение антеннальных долей, α-долей и чашечки ГТ. Короткое (5—10 с) охлаждение (до 5 °С) чашечки и α-долей вызывало обратимое снижение числа правильных реакций, отмечавшееся в течение 7—10 мин. Наиболее выраженный эффект наблюдался после краткосрочного охлаждения чашечки. Самая слабая реакция имела место после охлаждения антеннальной доли. Анализируя полученные факты, авторы приходят к заключению, что наиболее вероятной структурой, связанной с формированием краткосрочной памяти, являются ГТ. Сам же механизм обратимого изменения условнорефлекторной деятельности, по всей вероятности, обусловлен температурным блокированием электрической активности нейронов, образующих ревеберационные контуры.

В последнее время в литературе довольно широко дискутировалась проблема переноса памяти путем введения реципиенту экстракта мозга обученных животных. В этом плане некоторый экспе-

риментальный материал получен и на пчелах. Так, например, Мартин и соавторы (Martin et al., 1978) производили трансплантацию кусочка мозга, заключающего ГТ, от пчел с условным рефлексом на время кормления к пчелам-реципиентам, не имевшим определенного ритма питания. При этом по прошествии восстановительного периода на третий-четвертый день после операции пчелы-реципиенты усваивали ритм питания донора и делали максимальное число прилетов к кормушке в определенное время суток. Последующее гистологическое исследование показало, что трансплантант не приобретал каких-либо структурных связей с мозгом реципиента. Более того, наблюдался постепенный процесс отторжения трансплантанта, характеризовавшийся усиленным фагоцитозом гемоцитов и инкапсуляцией пересаженной ткани. На основании этих данных авторы приходят к заключению, что, по-видимому, информация о временнóй организации поведения пчелы-донора передается реципиенту гуморальным путем. Какие пептиды являются переносчиками информации, пока установить не удалось. Как замечают авторы, содержание этих гипотетических переносчиков не обязательно является прерогативой грибовидных тел, так как в пересаживаемом трансплантате, кроме ГТ, могли присутствовать ткани из смежных областей протоцеребрума (Martin et al., 1978). Очевидно, гипотеза, рассматривающая ГТ как систему, связанную с формированием краткосрочной памяти у социальных насекомых, нуждается в экспериментальной доработке с применением биохимических методов. Только комплексный подход поможет установить, каким образом передаваемая гуморальным путем информация достигает нейронов-мишеней.

В дополнение к перечисленным выше функциям ГТ, которые так или иначе связаны с организацией поведенческих последовательностей, следует упомянуть еще об одной функции, обеспечивающей тонические воздействия мозга на возбудимость моторных центров. Эти лишенные информативной окраски нисходящие воздействия играют существенную роль в поддержании мышечного тонуса и позы тела. Еще Бете (Bethe, 1897), удаляя у насекомых мозг, обнаружил, что пороги поведенческих реакций снижаются после операции. На основании этих фактов он пришел к заключению, что мозг содержит тормозные центры, которые воздействуют на мышечный тонус и рефлекторную активность. Позднее Редер (Roeder, 1937) показал, что после удаления обеих долей протоцеребрума у богомола *Mantis religiosa* наблюдается общее ослабление мышечного тонуса и длительная непрерывная локомоция. Одностороннее удаление правой или левой доли протоцеребрума вызывает снижение тонуса на оперированной стороне и вращательные, так называемые манежные движения. Редер полагал, что между долями протоцеребрума существует взаимное перекрестное торможение, а вместе правая и левая доли тормозят активность грудных центров, контролирующих локомоцию. Подглоточный ганглий, по данным Редера (Roeder, 1937), стимулирует двигательную активность, но сам тормозится со

стороны протоцеребрума. Несколько позднее тем же автором было установлено (Roeder, 1948), что перерезка коннектив за подглоточным ганглием снижает частоту разрядов пятого метаторакального нерва, вызванных раздражением церкального нерва у таракана *Periplaneta americana*.

Хюбером (Huber, 1960) в опытах на сверчках показано, что основным источником тормозных влияний на локомоторные центры являются ГТ. Экстирпация чашечек ГТ вызывает временное усиление двигательной активности насекомого, тогда как локальное раздражение этой структуры, напротив, приводит к заметной депрессии локомоторной активности. Активирующей системой протоцеребрума является КЦТ, коагуляция которого подавляет локомоцию, а электрическое раздражение вызывает быстрый бег и прыжки у подопытного сверчка (Huber, 1960).

При использовании электрофизиологических методов установлено, что тормозные влияния, исходящие от чашечек ГТ, реализуются в снижении частоты фоновой активности и в повышении порога вызванных реакций идентифицированных и неидентифицированных нейронов сегментарного моторного центра у таракана (Лапицкий и др., 1976; Ковалев, 1983). В случае локального электрического раздражения КЦТ наблюдаются противоположные изменения импульсной активности сегментарных нейронов. Эти полярные сдвиги возбудимости нейронов исполнительного центра обусловлены соответствующими изменениями синаптического притока со стороны «командного» входа при раздражении различных структур надглоточного ганглия (Верещагин, Лапицкий, 1977; Лапицкий, 1985; Русинов, 1981; Ковалев, 1983). Таким путем интегративные центры мозга насекомых могут выполнять роль модуляторов возбудимости сегментарных моторных центров, ответственных за поддержание позного тонуса.

Некоторые авторы допускают, что КЦТ участвует в контроле ритмов циркадной (суточной) активности (Roberts, 1966). Однако в работе А. Г. Азаряна и В. П. Тыщенко (1970) показано, что коагуляция КЦТ не отражается на циркадном ритме двигательной активности сверчка. Нарушение циркадного ритма происходит преимущественно при выжигании нейронов, локализованных в двух симметричных зонах медиального протоцеребрума, там, где расположены ГТ. Эти нейроны изменяют частоту своей фоновой активности синхронно с циркадным ритмом и, по-видимому, являются «датчиками времени», определяющими суточную ритмичность двигательного поведения сверчков (Тыщенко, 1977).

В осуществлении нисходящих влияний мозга определенная роль принадлежит и высшим вегетативным центрам, которые локализованы в тритоцеребруме. Электрическое раздражение тритоцеребрума через несколько минут вызывает удлинение следовых ритмических реакций мышц (Воскресенская, Свидерский, 1964). Активирующие влияния вегетативных центров распространяются от тритоцеребрума к ядрам непарного нерва в подглоточном ганглии (Плотникова, 1965).

Таким образом, исследование функций надглоточного ганглия насекомых позволяет допустить, что в организации поведения насекомых существует своеобразная иерархия командных систем управления. Низший уровень интеграции в сегментарном моторном центре создает предпосылки для его автономной деятельности и координации централько запрограммированных элементарных двигательных актов. В то же время мозг представляет собой второй более высокий уровень интеграции, где может осуществляться межанализаторный синтез и оценка биологической значимости информации. На основе этих процессов формируются нисходящие команды, обеспечивающие вариантность запуска нейронов сегментарного центра, который в зависимости от ситуации принимает участие либо в реализации различных комплексов фиксированных действий, либо в поддержании позного тонуса. Очевидно, взаимодействие двух уровней интеграции лежит в основе высокой пластичности поведения насекомых, включающего как врожденные, так и приобретенные реакции.

УРОВНИ ИНТЕГРАЦИИ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

По уровню развития своих «интеллектуальных способностей» головоногие моллюски занимают самое высокое место среди морских беспозвоночных и не случайно называются в популярной литературе «приматами моря» (Акимушкин, 1963). Какие же предпосылки подкрепляют эту точку зрения?

В первую очередь следует отметить, что цефалоподы имеют самый большой по объему (у беспозвоночных) мозг, дифференцированный на отделы и характеризующийся совершенной цитоархитектоникой. ЦНС двужаберных (*Dibranchiata*) представляет собой слившийся комплекс ганглиев, целиком заключенных в головную хрящевую капсулу. Нервы, идущие от ганглиев, выходят из капсулы через особые отверстия. Весь комплекс ганглиев сконцентрирован вокруг пищевода и распадается на надглоточную и подглоточную части. Над пищеводом лежат собственно церебральные или мозговые ганглии, от которых отходят зрительный, обонятельный и статоцистические нервы, а также церебробуккальные коннективы. Зрительный нерв перед глазными яблоками переходит в огромные по размеру оптические доли. Обонятельный нерв идет к ресничному эпителию обонятельной ямки, выполняющей роль органа химического чувства. Статоцистический нерв направляется к статоцисту — органу равновесия и слуха, а церебробуккальные коннективы соединяют церебральные ганглии с буккальными. Буккальные ганглии (верхние и нижние) иннервируют околоротовую зону и посылают назад два тонких симпатических нерва, которые в области желудка образуют крупные желудочные ганглии. Эта часть буккальной системы принимает участие в иннервации передней части пищеварительного тракта и аналогизируется некоторыми авторами

с симпатической нервной системой позвоночных животных (Кондаков, 1940).

Даже это краткое перечисление связей церебрального ганглия свидетельствует о его участии в переработке сенсорной информации и контроле висцеральных функций. Впрочем, функциональные связи церебрального ганглия не исчерпываются указанными выше. По бокам пищевода к церебральным ганглиям вплотную примыкают плевральные ганглии, которые дают начало двум мощным мантийным нервам. Достигнув мантии, эти нервы переходят в крупные звездчатые ганглии, а от них берут начало стеллярные нервы, идущие к мышцам мантии. Гигантские аксоны этих нервов при возбуждении осуществляют экстренное сокращение всех мантийных мышц, в результате чего сильная струя воды выбрасывается из сифона, а реактивная отдача толкает моллюска в противоположную сторону со скоростью, позволяющей нередко выскакивать из воды и стрелой проноситься над ее поверхностью (до 50 км/ч). Вместе с тем тонкие аксоны стеллярных нервов вызывают медленные градуальные сокращения мышц мантии.

Подглоточная часть сконцентрированной в головной капсуле ганглиозной массы состоит из слившихся воедино педального и висцерального ганглиев. От педальной доли этого синганглия идут нервные стволы к брахиальным ганглиям, включенным в систему иннервации щупалец, с помощью которых осьминоги могут передвигаться, строить каменистые гнезда, прикреплять к камням яйца, открывать раковины моллюсков и совершать другие важные для биологии вида акты.

От паллиовисцеральной доли подглоточной части синганглия отходят два висцеральных нерва, иннервирующих заднюю часть воронки, кишечник, чернильную железу, сердце, почки, жабры и половые органы. У основания жабер и в некоторых других местах висцеральные нервы могут образовывать мелкие ганглии. Сходные мелкие ганглии встречаются в мышцах щупалец и обеспечивают их автоматизм при аутотомии.

Вполне естественно, что это краткое анатомическое описание не может дать представления о функциях комплекса головных ганглиев цефалопод без привлечения данных физиологических экспериментов. К сожалению, число работ, посвященных нейрофизиологии головоногих, не так велико, что объясняется трудностью их содержания в неволе и необходимостью обеспечивать моллюскам постоянный приток свежей морской воды.

Значительная часть этих исследований посвящена локальной электрической стимуляции и удалению различных частей мозга. Судя по характеру двигательных реакций в мозге осьминога можно выделить несколько уровней моторной интеграции.

В подглоточной части мозга в передней брахиальной, средней педальной и задней паллиовисцеральной долях локализованы низшие моторные центры, раздражение которых вызывает локальные, не координированные с сокращением других групп мышц локомоторные акты, представляющие фрагменты поведен-

ческих реакций. Это может быть одиночное сокращение мускулатуры мантии, поворот головы, движение глаз или опорожнение чернильного мешка. Здесь же были обнаружены центры, участвующие в регуляции ряда висцеральных функций. Их раздражение влечет за собой изменение сердечной ритмики, сосудистого тонуса, вдыхательные или выдыхательные движения мантии (Wells, 1962; Bullock, Horridge, 1965).

В паллиовисцеральной и педальной долях подглоточной массы обнаружены центры, клетки которых участвуют в иннервации гладких мышц, растягивающих сферические клетки хроматофор, содержащие красновато-коричневые и желтые пигменты оммохромы (Schwinck, 1953; Cloney, Florey, 1968). Раздражение этих зон может привести к сокращению гладкомышечных волокон, увеличивающих диаметр пигментированных клеток. В результате наблюдается изменение окраски тела. Такая игра цветов наблюдается не только в условиях физиологического эксперимента, но и в естественной обстановке, когда моллюски изменяют свою окраску в соответствии с окраской грунта, освещенностью или же своим «эмоциональным» состоянием, которое может отражать «страх», «раздражение», «увлеченность» и пр.

Установлено, что педальная доля интегрирует сочетанные движения глаз, головы и воронки в ответ на приходящую от статоциста и глаз афферентную информацию.

У осьминога после повреждения статоцистов нарушается нормальное (горизонтальное) расположение щели зрачка и соответственно различение вертикальных и горизонтальных изображений (Bullock, Horridge, 1965). Однако, как уже упоминалось, подглоточная часть мозга связана с осуществлением только низшего уровня интеграции. Если у осьминога удалить надглоточную часть мозга и оставить только подглоточную, то он становится подобным спинальному позвоночному животному, которое может осуществлять только простые рефлекторные акты. В том случае, если сохранить связи низших моторных центров с оптическими долями, то у осьминога развивается ригидность, как у децеребрированных позвоночных (Dethier, Stellar, 1967).

Следующий более высокий уровень моторной интеграции приурочен к передней и задней базальным долям надглоточной части мозга. Раздражение этих зон вызывает координированные сокращения больших групп мышц, комплексные движения головы и щупалец, инспирацию и другие более сложные рефлекторные реакции. В какой-то степени эти моторные центры можно аналогизировать со средним мозгом позвоночных животных. На примере каракатицы установлено, что передние базальные доли контролируют положение головы, щупалец, глаз, тогда как задние базальные участвуют в интеграции таких актов, как плавание, дыхание, изменение пигментации. Существует представление, что базальные доли могут регулировать возбудимость низших моторных центров путем тормозных нисходящих воздействий. Так, например, показано, что раздражение задней базальной доли

изменяет ритмику дыхательных движений у каракатицы. После удаления церебральных ганглиев происходит усиление двигательной активности, по-видимому, за счет устранения тормозных влияний на нижележащие моторные центры (Young, 1964, 1965; Bullock, Horridge, 1965).

Третий высший уровень интеграции связан у головоногих моллюсков с вертикальными и верхней и нижней фронтальными долями церебрального ганглия. Раздражение этих структур не вызывает ответной реакции, очевидно, в связи с отсутствием прямых связей с моторными центрами. После удаления вертикальной доли у осьминога не наблюдается гипервозбудимости или изменения мышечного тонуса. Оперированное животное выглядит так же, как нормальное. Однако у осьминога нарушается адаптивное поведение, животное теряет «память» и способность выполнять те задачи, которым оно ранее было обучено. Способность к выработке новых условных рефлексов снижается, и обучение идет медленно, с большим числом ошибок (Wells, Wells, 1957, 1958a, 1958b; Young, 1964, 1970; Wells, Young, 1969).

Согласно представлениям некоторых авторов (Young, 1967), на этом уровне интеграции у головоногих происходят заключительные этапы оценки сенсорной информации и принятие соответствующего решения. Эти процессы осуществляются в многоканальной системе, которая образована множеством мелких ассоциативных нейронов (диаметр меньше 5 мкм), входящих в состав вертикальной и фронтальных долей. По косвенным расчетам в вертикальной доле содержится $25 \cdot 10^6$, а в верхней фронтальной — $1.8 \cdot 10^6$ нервных клеток (Wells, 1962). По всей вероятности, в данных структурах осуществляется межанализаторный синтез, лежащий в основе координирующей функции мозга. Так, например, существует точка зрения, что ассоциативные центры церебрального ганглия осуществляют регуляцию окраски тела головоногих (Sereni, 1927).

Установлено, что информация, поступающая от глаз и тактильных рецепторов щупалец, оказывает существенное влияние на состояние хроматофорной системы цефалопод. После удаления обоих глаз цветные реакции моллюсков ослабляются и теряют приспособительный характер. Равным образом удаление присосок приводит к посветлению окраски (Steinach, 1901; Sereni, 1928).

По-видимому, устранение сенсорного входа влияет на формирование нисходящих команд, идущих от ассоциативных центров церебрального ганглия к моторным центрам подглоточной массы, непосредственно участвующей в иннервации гладких мышц, растягивающих хроматофор. К сожалению, эта гипотеза пока имеет умозрительный характер, так как не подкреплена данными электрофизиологических экспериментов. Очевидно, мелкий размер ассоциативных нейронов и целый ряд других методических трудностей не позволяет в данный момент сделать это (Prosser, 1978).

В целом приведенные выше факты указывают на то, что у головоногих моллюсков, так же как и у насекомых, в организации поведения существует своеобразная иерархия командных систем управления.

ВРОЖДЕННЫЕ И ИНДИВИДУАЛЬНО ПРИОБРЕТЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Инстиктивное поведение цефалопод может быть представлено совокупностью сложных врожденных реакций, направленных на поддержание вида. В качестве примера можно привести инстинкт охраны будущего потомства у осьминогов. Самка осьминога, подвесив яйца к каменистой стенке своего гнезда на клейких стебельках, бдительно охраняет их, не позволяя приблизиться ни одному живому существу. Периодически животное выбрасывает из воронки струи воды, омывая яйца аэрированной проточной водой, и удаляет таким образом сор и вредные продукты жизнедеятельности. В таком состоянии самка пребывает в течение многих недель, отказываясь от пищи. В этом вынужденном голодании проявляется «мудрость» инстинкта, состоящего в стремлении предохранить яйца от загрязнения (Акимушкин, 1963). Не менее сложные цепные реакции можно наблюдать во время охоты у осьминогов или в период брачных игр у каракатиц.

Однако, как мы уже отмечали выше, в естественных условиях врожденные формы поведения дополняются индивидуальным опытом. Среди несигнальных форм индивидуально приобретенных реакций в первую очередь следует отметить привыкание. У цефалопод можно выработать привыкание на движущуюся тень, на слабое механическое раздражение. Угашение реакции бегства на посторонний движущийся предмет у осьминога сохраняется после удаления вертикальной и фронтальных долей. Это свидетельствует о том, что формирование этой реакции обусловлено функцией более низких интегративных уровней нервной системы моллюска (Wells, 1959; Young, 1961).

Помимо привыкания у цефалопод описаны случаи сенсибилизации, возникающей при суммировании следов возбуждения с наличным возбуждением. Так, например, у осьминога кормление повышает агрессивность, увеличивая количество никак не поощряемых нападений на белый вертикальный прямоугольник (Wells, 1967).

Ассоциативное обучение представлено у головоногих классическими условными рефлексами, которые чаще всего вырабатываются при использовании в качестве сигнальных зрительных и тактильных раздражений. Следует отметить, что наличие совершенного зрительного аппарата позволяет головоногим производить довольно детальный анализ оптических раздражителей. Глаза цефалопод камерного типа, сходные по строению с глазами позвоночных животных. Глаз осьминога защищен роговицей и

разделяется на наружную и внутреннюю камеры. В наружной камере расположена радужная оболочка, окаймляющая отверстие зрачка и хрусталика, изменение кривизны которого обусловливает аккомодационную способность камерного глаза. Во внутренней камере локализованы фоторецепторы глаза, отделенные друг от друга пигментными клетками, препятствующими рассеиванию света. В каждой фоторецепторной клетке можно различить дистальный, базальный и проксимальный сегменты. Дистальный сегмент покрыт пальцевидными выростами (микровиллами), которые увеличивают светочувствительную поверхность и образуют своеобразную густую щетку — рабдомер. В базальном сегменте локализованы гранулы пигмента. Фоточувствительные клетки содержат зрительный пигмент, по своей природе близкий к родопсину, который изомеризуется под воздействием света из цис- в транс-форму. Согласно современным представлениям, моллюски относятся к животным с монохроматическим зрением (Францевич, 1979). Постретинальные аксоны фоторецепторов оканчиваются в наружном слое объемистой зрительной доли (так называемая внутренняя сетчатка). Наружный слой представляет собой многослойное образование, которое содержит интернейроны с ветвящимися отростками. Поле ветвления этих отростков может быть ориентировано как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении, что, по-видимому, позволяет головоногим дифференцировать соотношение между горизонтальными и вертикальными элементами изображения (Sutherland, 1961). Внутренний слой зрительной доли (медулла) состоит из би- и мультиполярных нейронов, образующих структурно дифференцированный нейропиль. Нейропиль разделен на колонки, окруженные клеточными телами. В проксимальных частях внутреннего слоя колонки обнаруживают тенденцию к слиянию, что приводит к конвергенции множества афферентных волокон к общему пути, собирающему информацию от больших областей сетчатки. Соседние колонки пересекаются на разных уровнях тангенциально идущими отростками амакриновых клеток.

Внутренний слой оптической доли через оптический тракт соединяется с различными отделами мозга, куда переносится проекция сетчатки. От зрительных долей идут пути к верхней фронтальной доле и далее к вертикальной доле — высшему ассоциативному центру головоногих. От вертикальной доли через субвертикальную идут нисходящие пути к зрительной доле, образуя своеобразную петлю обратной связи, которая, очевидно, участвует в определенной настройке афферентного входа (рис. 55). Существуют данные о наличии путей, которые связывают зрительные доли с передней и средней базальными долями, имеющими прямой выход к исполнительным моторным центрам подглоточной массы мозга, которые иннервируют щупальца и плавательные мышцы (Young, 1964, 1965; Bullock, Horridge, 1965).

Такова в общих чертах структура зрительного анализатора головоногих, которая создает субстрат для дифференцированного

восприятия оптических раздражителей. Обычный прием зрительного обучения головоногих состоит в пищевом подкреплении положительной реакции и в «наказании» электрическим током — отрицательной. Способность к обучению у осьминога можно проиллюстрировать следующим примером. Сначала осьминог научался выходить из своего каменистого гнезда для того, чтобы схватить привязанного за нитку краба. Затем в половине сочетаний вместе с крабом в аквариум спускался квадрат, при наличии которого атакующий осьминог получал удар электрического тока. После 24 сочетаний у осьминога вырабатывался условный рефлекс, и он нападал на краба только при отсутствии белого квадрата. Далее задача усложнялась, и в качестве условного раздражителя при выработке положительной реакции использовался маленький квадрат (4 см^2), а при выработке отрицательной — большой (8 см^2). Осьминог справлялся и с этой задачей, дифференцируя форму и площадь предметов, направление их вертикальных и горизонтальных контуров. Подобным образом была продемонстрирована способность осьминога различать до 46 различных фигур (Young, 1956, 1958, 1963; Dethier, Stallar, 1967).

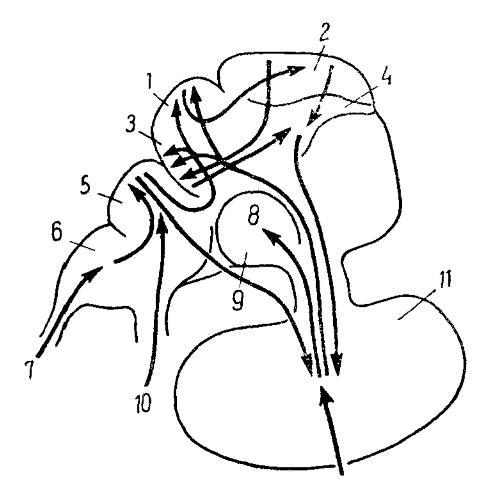


Рис. 55. Схема путей зрительного и тактильного обучения осьминога (по: Young, 1964).

1 – верхняя фронтальная медиальная доля; *2* – вертикальная доля; *3* – верхняя фронтальная латеральная доля; *4* — субвертикальная доля; *5* – нижняя фронтальная доля; *6* — буккальная доля; *7* — губы; *8* — моторная зона; *9* — передняя базальная доля; *10* – руки; *11* – зрительная доля; *12* — глаз.

Головоногие моллюски являются активными хищниками и хорошо воспринимают движение различных предметов. Установлено, что каракатица способна дифференцировать перемещение диска со скоростью 7° в 1 с. Причем форма движущегося предмета может вызвать различные по «эмоциональной» окраске реакции. Округлые формы вызывают у каракатицы «страх» и отступление, угловатые, напротив, притягивают (Bullock, Horridge, 1965). Адекватность реакций головоногих моллюсков на зрительные раздражители зависит от нормальной ориентации в поле силы тяжести. При разрушении статоцистов у осьминога глаза поворачиваются таким образом, что зрачок принимает вертикальное положение вместо горизонтального. В результате этого реакция оперированного животного на вертикальные предметы становится такой, как на горизонтальные.

Существенную роль в процессе зрительного обучения играют вертикальные доли мозга. В принципе обучение головоногих можно проводить и без вертикальных долей за счет замыкания на уровне зрительной и субфронтальной долей, ответственных за краткосрочную память. Однако выработанные без вертикальной доли реакции нестойки и сохраняются всего несколько часов, тогда как у нормального животного они воспроизводятся через дни и даже недели. При удалении вертикальных долей характер реакции, выработанный на зрительные раздражители, может извращаться. Так, например, если осьминог исходно был обучен нападать на какой-либо предмет, а затем переучен и форма этого предмета вызвала у него негативную реакцию, то после удаления вертикальных долей реакция осьминога извращалась и принимала исходную форму — активного нападения. В естественных условиях осьминог преследует креветку даже в том случае, если она ускользает из его поля зрения. Животное же, лишенное вертикальных долей, продолжает преследование только видимого объекта и останавливается, когда какая-нибудь преграда скрывает креветку (Wells, Wells, 1958a, 1958b; Young, 1964, 1970).

Все эти факты подчеркивают существенную роль вертикальных долей в длительной фиксации следов от зрительных раздражений, а также в надсегментарном контроле приспособительных реакций головоногих моллюсков. Интегративная роль мозговых структур головоногих моллюсков проявляется также в опытах с тактильным обучением. Тактильное обучение у осьминога связано с функцией сенсорных нейронов, локализованных в щупальцах. Центральная проекция этих рецепторов приурочена к нижним фронтальным и субфронтальным долям мозга. Установлено, что ослепленный осьминог может дифференцировать величину предмета и характер его поверхности (гладкой или шероховатой). Однако после удаления указанных долей способность к различению утрачивается (Wells, Wells, 1956; Wells, 1959, 1961).

Из наиболее сложных форм ассоциативного обучения у головоногих, так же как и у насекомых, следует отметить возможность образования «установки обучения». Формирование условных рефлексов у осьминогов ускоряется в результате многократных переделок с изменением сигнального раздражителя (Mackintosh, 1965).

В заключение следует еще раз подчеркнуть, что богатство врожденных и приобретенных реакций цефалопод обусловлено прогрессивным развитием их ЦНС, в которой можно выделить несколько уровней интеграции. Взаимодействие между этими уровнями определяет высокую пластичность нервной системы, способной устанавливать новые координационные соотношения.

ЛИТЕРАТУРА

Азарян А. Г., Тыщенко В. П. Нервная регуляция суточного ритма двигательной активности сверчка *Gryllus domesticus*. — Энтомол. обозр., 1970, т. 49, с. 72—82.

Акимушкин И. И. Приматы моря. М., 1963. 157 с.

Верещагин С. М., Лапицкий В. П. Межцентральные и синаптические связи в нервной системе насекомых. — В кн.: Механизмы нервной деятельности. Л., 1977, с. 162—168.
Воронин Л. Г. Филогенетическая эволюция условнорефлекторной деятельности. — В кн.: Физиология высшей нервной деятельности. М., 1970, ч. I, с. 473—507 (Руководство по физиологии).
Воронин Л. Г., Сергеев Б. Ф. Эволюция высшей нервной деятельности. — В кн.: Эволюционная физиология. Л., 1979, ч. I, с. 197—261 (Руководство по физиологии).
Воскресенская А. К. О роли грибовидных тел надглоточного ганглия в условных рефлексах медоносной пчелы. — ДАН СССР, 1957, т. 112, с. 964—967.
Воскресенская А. К., Лопатина Н. Г. Образование и угасание условных рефлексов у пчел. — Журн. общ. биол., 1952, т. 13, с. 421—434.
Воскресенская А. К., Свидерский В. Л. О влиянии надглоточного ганглия на сегментарный двигательный прибор у насекомых. — Физиол. журн. СССР, 1964, т. 50, с. 835—840.
Ковалев В. В. Роль надглоточного ганлия в регуляции активности сегментарных мотонейронов у насекомых: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1983. 16 с.
Кондаков П. Н. Класс головоногих моллюсков. — В кн.: Руководство по зоологии. Л., 1940, с. 548—609.
Лапицкий В. П. Участие надглоточного ганглия в проприоцептивном контроле локомоции у таракана. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1982, т. 18, с. 361—365.
Лапицкий В. П. Роль головных ганглиев в регуляции двигательной активности насекомых: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1985. 27 с.
Лапицкий В. П., Ковалев В. В. Сегментарные и надсегментарные проекции механорецепторов конечностей у таракана *Periplaneta americana*. — Вест. ЛГУ, 1983, № 9, с. 70—75.
Лапицкий В. П., Русинов А. А., Верещагин С. М. Влияние надглоточного ганглия на биоэлектрическую активность нейронов метаторакального ганглия насекомых. — Вест. ЛГУ, 1976, № 15, с. 99—106.
Лобашев М. Е. Объективный метод изучения поведения насекомых (шелкопрядов). — Журн. общ. биол., 1950, т. 11, с. 203—207.
Лобашев М. Е. Принцип временных связей в поведении беспозвоночных. — Усп. совр. биол., 1951, т. 31, с. 13—37.
Лобашев М. Е. Изучение приспособления животных методом условных рефлексов. — Журн. общ. биол., 1955, т. 26, с. 95—105.
Лопатина Н. Г. Об условных рефлексах у пчел. — Пчеловодство, 1953, № 8, с. 13—19.
Лопатина Н. Г. Сигнальная деятельность в семье медоносных пчел. Л., 1971, с. 156.
Мазохин-Поршняков Г. А. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных стимулов. — Энтомол. обозр., 1968, т. 47, с. 362—379.
Мазохин-Поршняков Г. А. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач. — Зоол. журн., 1969, т. 48, с. 1125.
Мазохин-Поршняков Г. А., Семенова С. А., Милевская И. А. Сходство поведения насекомых и позвоночных при решении трудных визуальных задач. — Журн. высш. нерв. деят., 1979 т. 29, с. 101—107.
Меншуткин В. В., Свидерский В. Л., Умнов А. А. Нервные механизмы регуляции полета саранчи (опыт моделирования системы, контролирующей полет). — В кн.: Физиология и биохимия беспозвоночных. Л., 1968, с. 110—116.
Никитина И. А. Скорость образования условного рефлекса в зависимости от силы условного и безусловного раздражителей у медоносной пчелы. — Науч. сообщ. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 1965, т. 3, с. 123—126.
Никитина И. А. О тренировке свойства подвижности нервных процессов у медоносной пчелы. — В кн.: Научн. конф., посвящ. 40-й годовщине Великой Окт. соц. рев. Л., 1957, с. 77.

Павлов И. П. (1927). Лекции о работе больших полушарий головного мозга. — Полное собр. тр. М.; Л., 1947, т. 4. 341 с.
Плотникова С. И. О вегетативных элементах надглоточного ганглия насекомых. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1965, т. 1, с. 307—310.
Пономаренко В. В. Исследование условнорефлекторной деятельности, некоторые формы врожденного поведения и нейрофизиологических признаков в связи с их наследственной обусловленностью у животных разных филогенетических уровней (птицы, рыбы, насекомые): Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1975. 49 с.
Попов А. В. Строение тимбалов и характеристика звуковых сигналов певчих цикад (*Homoptera Cicadidae*) южных районов СССР. — Энтомол. обозр., 1975, т. 54, с. 258—290.
Попов А. В. Система акустической коммуникации насекомых: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1979. 40 с.
Русинов А. А. Влияние головных ганглиев на сегментарные моторные центры насекомых и пиявок: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1981. 21 с.
Свидерский В. Л. О механизмах ритмической активности нейронов в двигательном приборе насекомых (звуковом аппарате цикад). — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1965, т. 1, с. 166—174.
Свидерский В. Л. Нейрофизиология полета насекомых. Л., 1973. 216 с.
Свидерский В. Л. Основы нейрофизиологии насекомых. Л., 1980. 280 с.
Туранская В. М. До питання про роль грибовидных тил надглоткового ганглию в умовно-рефлекторной диятельности медоносной бджоли. — Доповити академии наук украиньской РСР. Сер. Б, 1972, т. 6, с. 562—564.
Тушмалова Н. А. Сравнительно-физиологическое исследование структурно-функциональных механизмов памяти: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1976. 32 с.
Тыщенко В. П. Основы физиологии насекомых. Л., 1977, т. 2. 303 с.
Ухтомский А. А. (1942). Система рефлексов в восходящем ряду. — Собр. соч., Л., 1954, т. 5, с. 228—231.
Федин А. Н. О некоторых функциональных связях нейронов, управляющих ходьбой таракана *Periplaneta americana*. — Журн. эволюц. биох. и физиол., 1980, т. 16, с. 454—460.
Францевич Л. И. Зрение беспозвоночных. — В кн.: Эволюционная физиология. Л., 1979, т. 1, с. 473—490.
Чеснокова Е. Г. Условные рефлексы у пчел на цепи зрительных раздражителей. — Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 1959, т. 8, с. 214—220.
Balderrama M., Maldonado H. Habituation of the deimatic response in the mantid (*Stagma Ptera Biocellata*). — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1971, vol. 75, p. 98—106.
Bethe A. Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des central nerven Systems der Arthropoden. — Pflüg. Arch. ges. Physiol. Mensch. Tiere, 1897, Bd 68, S. 449—545.
Boyan G. S. Auditory neurones in the brain of the cricket *Gryllus bimaculatus*. — J. Comp. Physiol., 1980, vol. 127, p. 81—93.
Boyan G. S. Two-tone suppression of an identified auditory neurone in the brain of the cricket *Gryllus bimaculatus*. — J. Comp. Physiol., 1981, vol. 144, p. 117—125.
Boyan G. S., Williams J. L. D. Descending interneurons in the brain of the cricket: anatomy and responses to auditory stimuli. — Naturwissenschaften, 1981, Bd 67, S. 586—587.
Boyan G. S., Williams J. L. D. Auditory neurons in the brain of the cricket *Gryllus bimaculatus* ascending interneurones. — J. Insect. Physiol., 1982, vol. 28, p. 493—501.
Braitenberg V. Functional interpretation of cerebellar histology. — Nature, 1961, vol. 190, p. 539—540.
Bretschneider F. Über die Gehirne der Küchenschabe und des Mehlkäfers. — Jena Z. Naturw., 1914, Bd 52, S. 269—362.

Bullock T. H., Horridge G. H. Structure and function in the nervous system of invertebrates. — San Francisco; London, 1965, vol. 1—2. 1719 p.
Cloney R. A., Florey E. Ultrastructure of cephalopod chromatophore organs. — Z. Zellforsch., 1968, Bd 89, S. 250—280.
Delcomyn F. Activity and structure of movement-signalling (Corollary discharge) interneurons in a cockroach. — J. Comp. Physiol., 1983, vol. 150, p. 185—193.
Dethier V. G. Microscopic brains. — Science, 1984, vol. 143, p. 1138—1145.
(*Dethier V., Stellar A.*) *Детьер В., Стеллар Э.* Поведение животных, его эволюционные и нейрологические основы. Л., 1967. 140 с.
Dingle H., Caldwell R. L. Multimodal interneurones in cockroach cerebrum. — Nature, 1967, vol. 215, p. 63—73.
Dingle H., Fox S. Microelectrode analysis of light responses in the brain of the cricket (*Gryllus domesticus*). — J. Cell. Physiol., 1966, vol. 68, p. 45—52.
Elsner N., Popov A. V. Neuroethology of acoustic communication. — Adv. Insect. Physiol., 1978, vol. 13, p. 229—335.
Erber J., Masuhr T., Menzel R. Localization of short-term memory in the brain of the bee *Apis mellifera.* — Physiol. Entomol., 1980, vol. 5, p. 343—358.
(*Fabre J. H.*) *Фабр Ж.* Жизнь насекомых. Л., 1936. 336 с.
Farley K. D., Case J. E. Sensory modulation of ventilative pacemaker output in the cockroach *Periplaneta americana.* — J. Insect. Physiol., 1968, vol. 13, p. 591—601.
Fourtner C. R. Central nervous control of cockroach walking. — Adv. Behav. Biol., 1976, vol. 18, p. 401—418.
(*Frisch K.*) *Фриш К.* Из жизни пчел. М., 1980. 214 с.
Hagiwara S., Watanabe A. Discharges in motoneurons of cicada. — J. Cell. and Comp. Physiol., 1956, vol. 47, p. 415—428.
Hanström B. Vergleichende anatomie des Nervensystems der wirbellösen Triere. Berlin, 1928. 528 S.
Homberg U., Erber J. Response characteristics and identification of extrinsic mushroom body neurons of the bee. — Z. Naturforsch., 1979, Bd 34, S. 612—615.
Horridge G. A. Learning of the leg position by headless insects. — Nature, 1962, vol. 193, p. 697—698.
Horridge G. A. Multimodal units of locust optic lobes. — Nature, 1964, vol. 204, p. 499—500.
Howse P. E. Brain structure and behaviour in insects. — Ann. Rev. Entomol., 1975, vol. 20, p. 359—379.
Huber F. Untersuchungen über der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. — Z. vergl. Physiol., 1960, Bd 44, S. 60—132.
Huber F. Neural integration (central nervous system). — In: The physiology of insecta. New York; London, 1965, vol. 2, p. 333—406.
Huber F. Neural integration. — In: Physiology of insecta. New York; London, 1974, vol. 4, p. 4—90.
Huber F. Neural correlates of Orthopteran and cicada phonotaxis. — In: Neuroethology and behavioral physiology. Berlin; Heidelberg, 1983, p. 109—135.
Ikeda K., Kaplan W. D. Patterned neural activity of a mutant *Drosophila melanogaster.* — Proc. nath. Acad. Sci USA, 1970, vol. 6, p. 765—772.
Jawlowski H. Über die Struktur des Gehirnes bei Saltatoria. — Ann. Univ. Mariae Curie-Skladowska [Lublin], 1953, Bd 8, S. 403—434.
Jawlowski H. On the origin of corpora pedunculata and the structure of the tuberculum opticum (Insecta). — Acta Anat., 1963, vol. 53, p. 346—359.
(*Kandel E. R.*) *Кэндел Э.* Клеточные основы поведения. М., 1980. 586 с.
Kenyon C. F. The brain of the bee. A preliminary contribution to the morphology of the nervous system of arthropoda. — J. Comp. Neurol., 1896, vol. 6, p. 133—210.
Klemm N. Histochemistry of putative transmitter substances in the insect brain. — Progr. in Neurobiol., 1976, vol. 7, p. 99—169.
Kutsch W., Huber F. Zentrale Versus periphere Kontrolle des Gesanges von Grillen. — Z. vergl. Physiol., 1970, Bd 67, S. 140—159.

Lindauer M. Evolutionary aspects of orientation and learning. — In: Function and evolution in behaviour. Oxford, 1976, p. 228—242.
Lorenz K. Über die Bildung des Instinktbegriffes. — Naturwissenschaften, 1937, Bd 25, S. 289—300.
Mackintosh N. J. Discrimination learning in the octopus. — Anim. Behav., 1965, Suppl. 1, p. 129—134.
Maldonado H. A learning process in the praying mantis. — Physiol. Behav., 1972, vol. 9, p. 435—445.
Mancini G., Frontali N. Fine structure of the mushroom body neuropile of the brain of the roach *Periplaneta americana*. — Z. Zellforsch., 1967, Bd 83, S. 334—343.
(*Manning A.*) *Меннинг О.* Поведение животных. М., 1982. 360 с.
Martin U., Martin H., Lindauer M. Transplantation of a time-signal in boney bees. — J. Comp. Physiol., 1978, vol. 124, p. 193—201.
Maynard D. M. Electrical activity in the cockroach cerebrum. — Nature, 1956, vol. 177, p. 529—530.
Maynard D. M. Organization of central ganglia. — In: Invertebrate nervous systems. Chicago, 1967, p. 231—255.
Mobbs R. G. The brain of the honey bee Apis mellifera. I. The connections and spatial organization of the mushroom bodies. — Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1982, vol. 298, p. 309—354.
Otto D. Untersuchungen zur zentralnervösen Kontrolle der Lauterzeugung von Grillen. — Z. vergl. Physiol., 1971, Bd 74, S. 227—271.
Pearson K. G. Central programming and reflex control of walking in the cockroach. — J. Exp. Biol., 1972, vol. 56, p. 173—193.
Pearson K. G., Fourtner C. R. Nonspiking interneurons in walking system of the cockroach. — J. Neurophysiol., 1975, vol. 38, p. 33—52.
Pearson L. The corpora pedunculata of *Sphinx ligustri* L. and other Lepidoptera: an anatomical study. — Phil. Trans. Roy. Soc. L., 1971, vol. B259, p. 477—516.
(*Prosser C. L.*) *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. М., 1978, т. 3. 653 с.
Roberts S. K. Circadian activity rhythms in cockroaches. III. The role of endocrine and neural factors. — J. Cell and Comp. Physiol., 1966, vol. 67, p. 473—486.
Roeder K. D. The control of tonus and locomotor activity in the praying mantis. — J. Exp. Zool., 1937, vol. 76, p. 353—374.
Roeder K. D. Organization of the ascending gilant fiber system in the cockroach (*Periplaneta americana*). — J. Exp. Zool., 1948, vol. 108, p. 243—262.
Roeder K. D. Nerve cells and insect behaviour. Cambridge, 1967. 238 p.
Roeder K. D. Acoustic interneurons in the brain of noctuid moths. — J. Insect. Physiol., 1969, vol. 15, p. 825—838.
Rothenbuhler W. C. Behaviour genetics of nest cleaning in honey-bees. IV. Responses of F, and backcross generations to disease-killed broad. — Amer. Zoologist, 1964, vol. 4, p. 111—123.
Rowell C. H. F. A method for chronically implanting stimulating electrodes into the brains of locusts, and some results of stimulation. — J. Exp. Biol., 1963, vol. 40, p. 271—284.
Rowell C. H. F. The orthopteren descending movement detector (DMD). Neurons characterization and review. — Z. vergl. Physiol., 1971, Bd 73, S. 167—194.
Schürmann F. W. Über die Struktur der Pilzkörper des insekten Hirns. III. Die Anatomie der Nervenfasern in den Corpora pedunculata bei *Acheta domesticus* L. eine Golgi-Studie. — Z. Zellforsch., 1973, Bd 145, S. 247—285.
Schürmann F. W. Bemerkungen zur Funktion der Corpora pedunculata im Gehirn der Insekten aus morphologischer Sicht. — Exp. Brain Res., 1974, vol. 19, p. 406—432.
Schwinck J. Über den Nachweis eines Redox-pigmentes (Ommochrom) in der Haut von *Sepia officinalis*. — Naturwis., 1953, Bd 40, S. 365—370.
Sereni E. Control color change, cephalopods. — Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., 1927, vol. 2, p. 377—381.

Sereni E. Inhibitory color change center, cephalopods. Postural chromatophore reflexes, cephalopods. — Z. vergl. Physiol., 1928, Bd 8, S. 488—600.
Steinach E. Tactile stimuli and color change, cephalopodes. — Pflüg. Arch. Ges. Physiol., 1901, Bd 87, S. 1—37.
Sutherland N. S. Discrimination, horizontal and vertical octopus. — J. Comp. Physiol., 1961, vol. 54, p. 43—48.
Thorpe W. H., Davenport D. Learning and associated phenomena in invertebrates. — Anim. Behav., 1965, Suppl. 1, p. 1—190.
Vowles D. M. Models and the insect brain. — In: Neural theory and modeling. Stanfield, 1964, p. 377—400.
Wadepuhl M., Huber F. Elicitation of singing and courtship movements by electrical stimulation of the brain of the grasshopper. — Naturwissenschaften, 1979, Bd 66, S. 320—322.
Weiss M. J. Neuronal connections and the function of the corpora pedunculata in the brain of the american cockroach *Periplaneta americana* L. — J. Morphol., 1974, vol. 142, p. 21—70.
Wells M. J. A touch-learning centre in Octopus. — J. Exp. Biol., 1959, vol. 36, p. 590—612.
Wells M. J. Centres for tactile and visual learning in the brain of Octopus. — J. Exp. Biol., 1961, vol. 38, p. 811—826.
Wells M. J. Brain and behaviour in Cephalopods. Stanfield, 1962. 171 p.
Wells M. J. Short-term learning and interocular transfer in detour experiments with octopuses. — J. Exp. Biol., 1967, vol. 47, p. 393—408.
Wells M. J., Wells J. Tactile discrimination and the behaviour of blind Octopus. — Publ. Staz. Zool. Napoli, 1956, vol. 28, p. 94—126.
Wells M. J., Wells J. The effect of lesions to the vertical and optic lobes on tactile discrimination in Octopus. — J. Exp. Biol., 1957, vol. 34, p. 378—393.
Wells M. J., Wells J. The influence of preoperational training on the performance of octopuses following vertical lobe removal. — J. Exp. Biol., 1958a, vol. 35, p. 324—336.
Wells M. J., Wells J. The effect of vertical lobe removal on the performance of octopuses in retention tests. — J. Exp. Biol., 1958b, vol. 35, p. 337—348.
Wells M. J., Young J. Z. Brain lesions and effect of splitting part of brain or removal of median inferior frontal lobe on touch learning in Octopus. — J. Exp. Biol., 1969, vol. 50, p. 515—526.
Willey R. B. The morphology of the stomodeal nervous system in *Periplaneta americana* and other Blatteria. — J. Morph., 1961, vol. 108, p. 219—261.
Williams J. L. D. Anatomical studies of the insect central nervous system: a ground-plan of the mitbrain and an introduction to the central complex in the locust *Schistocerca gregaria* (Orthoptera). — J. Zool., 1975, vol. 176, p. 67—86.
Wilson D. M. The nervous coordination of insect locomotion. — In: The physiology of the insect cetral nervous system. New York, 1965, p. 125—140.
Young J. Z. Visual responses by octopus to crabs and other figures before and after training. — J. Exp. Biol., 1956, vol. 33, p. 709—729.
Young J. Z. Responses of untrained octopuses to various figures and the effect of removal of the vertical lobe. — Proc. Roy. Soc., 1958, vol. 149, p. 463—483.
Young J. Z. Learning and discrimination in Octopus. — Biol. Rev., 1961, vol. 36, p. 32—96.
Young J. Z. Essentials of neural memory systems. — Nature, 1963, vol. 198, p. 626—630.
Young J. Z. Paired centres for the control of attack by Octopus. — Proc. Roy. Soc., 1964, vol. 159, p. 565—588.
Young J. Z. The organization of memory system. — Proc. Roy. Soc., 1965, vol. 163, p. 285—320.
Young J. Z. Cephalopod brain. — In: Invertebrate nervous systems. Chicago, 1967, p. 353—362.
Young J. Z. Short and long memories in Octopus and the influence of the vertical lobe system. — J. Exp. Biol., 1970, vol. 52, p. 385—393.

Глава 9

ЭВОЛЮЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АСИММЕТРИИ МОЗГА

ВВЕДЕНИЕ

Проблема функциональной межполушарной асимметрии больших полушарий головного мозга, или латеральной специализации мозговых полушарий, у человека привлекла к себе в последние годы очень большое внимание. Как в нашей стране, так и за рубежом публикуются многочисленные статьи, проводятся симпозиумы, выходят сборники и монографии. В орбиту интереса оказалась вовлеченной и популярная литература. Несомненно, что помимо чисто научного и практического интереса не последнюю роль в этом отношении сыграла и мультидисциплинарность проблемы. Джон Экклс (Eccles, 1973) назвал изучение функций правого и левого полушария наиболее интересным из всех исследований человеческого мозга. Роджер Сперри за комплекс работ в этом направлении был удостоен в 1981 г. Нобелевской премии по медицине. Становится все более очевидным, что функциональная межполушарная асимметрия является одной из важнейших психофизиологических закономерностей деятельности человеческого мозга.

Согласно господствующему мнению, исследование полушарного доминирования у человека, т. е. ведущей роли одного из полушарий, началось в середине прошлого века с работ Брока (Broca, 1861) который показал, что нарушения речи происходят почти исключительно после поражения левого полушария. Затем в этой связи было обращено внимание на преобладание среди людей правшей, что также рассматривалось как свидетельство ведущей роли контралатерального правого полушария. В итоге сформировалась и получила широкое распространение неврологическая теория тотального доминирования левого полушария в осуществлении высших психических функций. Левополушарное доминирование при этом признавалось уникальной, специфической особенностью мозга человека, возникшей в эволюции в связи с появлением речи и праворукости, т. е. в результате трудовой деятельности. Только начиная с середины настоящего века и в первую очередь под влиянием исследования пациентов с расщепленным мозгом стало формироваться представление о том, что доминирование правого или левого полушария у людей зависит

от типа деятельности Было показано, что вербально-символические функции связаны в первую очередь с деятельностью левого полушария, а пространственно-синтетические — с правым полушарием. Появились факты, указывающие на существование различных принципов обработки информации обоими полушариями. Следствием этого явилось возникновение гипотезы о частичном, парциальном, доминировании каждого полушария, или о специализации полушарий. И после замены теории тотального доминирования левого полушария гипотезой о парциальной полушарной доминантности подавляющее большинство исследователей продолжало считать асимметрию больших полушарий специфической, уникальной особенностью мозга человека, качественным скачком в эволюции позвоночных. В основе современных представлений такого рода лежат как теоретические, так и экспериментальные предпосылки. К числу первых из них относится представление о том, что фундаментальными факторами в эволюции полушарной специализации являются речь, а возможно, и праворукость. Иногда признается, что именно асимметрия «сделала человека человеком». Отсюда следует, что у животных принципиально не может быть обнаружено полушарного доминирования.

К экспериментальным аргументам принадлежат отрицательные результаты нескольких серий опытов, создавшие в этой области ситуацию «вакуума фактов» (Webster, 1977). Данные этих экспериментов могут быть разделены на следующие три группы: 1) при попытке выявить предпочитаемую переднюю конечность у животных было показано, что правшество и левшество встречаются у них примерно одинаково часто и не имеют ничего общего с человеческим паттерном праворукости; 2) в многочисленных опытах с экстирпацией симметричных кортикальных областей не удалось обнаружить различий в нарушениях, возникающих после правосторонних и левосторонних поражений; 3) в серии экспериментов на животных с продольно расщепленным мозгом не были выявлены особенности дифференцирования раздражителей изолированно правым или левым полушарием. Анализируя данные этих экспериментов, можно высказать следующие соображения относительно драматических причин, обусловивших их негативные результаты: 1) как показали наши предшествующие эксперименты, одним из главных последствий перерезки мозолистого тела у животных, как правило, является ослабление или даже исчезновение функциональной межполушарной асимметрии. Поэтому естественно думать, что в наиболее тщательно выполненной серии опытов, поставленной на животных с предварительно расщепленным мозгом, сначала с целью получения изолированного входа в каждое полушарие ослабляли межполушарную асимметрию, а затем изучали ее; 2) в опытах с симметричными кортикальными экстирпациями, вероятно, использовали слишком грубые и неидентичные унилатеральные повреждения; 3) для статистически достоверного выявления левостороннего или правостороннего полушарного доминирования требуется исследование

большого числа животных (редко десяток, чаще десятки, а иногда и сотни). Это условие, как правило, не соблюдалось; 4) наши данные показывают, что степень выраженности межполушарной асимметрии зависит от пола животного. Указанное обстоятельство не принималось во внимание; 5) большое значение имеют адекватно подобранные тесты. Известно, что далеко не все пробы позволяют выявить межполушарную асимметрию даже у человека.

Ниже будут приведены некоторые накопленные к настоящему времени фактические доказательства, свидетельствующие о существовании у животных латеральной специализации мозга (Бианки, 1985). Но прежде несколько слов об определениях. Мы считаем целесообразным различать две основные формы функциональной межполушарной асимметрии (Бианки, 1976, 1979). Под полушарной специализацией, или *видовой межполушарной асимметрией*, понимается такая асимметрия, которая имеет какую-либо видоспецифическую направленность. Типичным примером может служить праворукость у человека. Под *индивидуальной* межполушарной асимметрией подразумевается асимметрия, которая наблюдается у большинства особей в отдельности, но для вида или популяции характеризуется примерно одинаковым представительством правостороннего или левостороннего направления. В качестве примера может быть приведено доминирование одной из передних конечностей у некоторых животных. Естественно, что существование видовой асимметрии подразумевает индивидуальную, тогда как обратная закономерность вовсе не обязательна. Очевидно также, что видовая асимметрия может быть доказана только методами популяционной статистики.

ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИЙ

В качестве известной биологической предпосылки экспериментального доказательства существования асимметрии функций в больших полушариях головного мозга животных могут рассматриваться различные морфологические и функциональные асимметрии, достаточно широко распространенные в животном мире от беспозвоночных до млекопитающих. Приведем отдельные примеры.

У манящего краба дистальные сегменты одной клешни растут быстрее, чем другой, причем обе клешни выполняют различные функции. У рака-отшельника в четвертом брюшном ганглии нейронные системы имеют асимметричное строение. У мучного хрущака у большинства особей левая доля грибовидного тела заходит за правую. У клопа-наземника отмечается асимметрия тонической импульсации в гомологичных мотонейронах. У аплизий описан оборонительный рефлекс, который контролируется пятью нейронами, всегда расположенными в левой половине абдоминального ганглия. У разных видов позвоночных может преобладать по величине левое или правое хобенулярное ядро. У некоторых видов костистых рыб боковые плавники справа более массивны,

чем слева. У одного вида сов слуховые проекции среднего мозга слева больше, чем справа. Киты некоторых видов преимущественно плавают на правом боку. Наконец, весьма часто среди животных встречаются генитальные асимметрии и асимметрии репродуктивного поведения.

Обратимся, однако, к прямым доказательствам существования у животных латеральной специализации больших полушарий головного мозга.

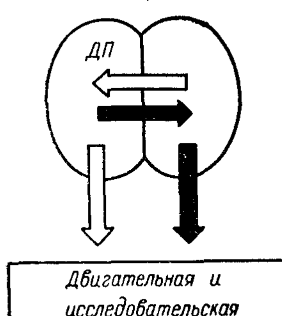
Моторный контроль. Праворукость у человека является если не самой важной, то во всяком случае наиболее заметной асимметрией. Поэтому естественно, что именно асимметрия передних конечностей была в первую очередь и наиболее досконально исследована у животных. Литературные данные свидетельствуют о том, что у мышей, крыс, кошек, макак и шимпанзе может быть обнаружено предпочтительное использование одной из передних конечностей, но видовой латерализации при этом не наблюдается.

Принципиально иные результаты были обнаружены при исследовании латерализации передних конечностей у 302 особей домовой мыши (гибриды двух основных семейств CBA/Sto×C57BL/Sto) (Бианки и др., 1979). Животные должны были доставать пищу из небольшого круглого отверстия в центре пола круглой экспериментальной камеры. Опыты проводились на автоматизированной установке, основанной на принципе оптической дискриминации различно окрашенных передних конечностей. Было показано, что 44 % мышей оказались правшами, 28 % — левшами и 28 % — амбилатеральными особями. При этом количество асимметриков достоверно преобладало над количеством симметриков ($P < 0.001$), а коэффициенты асимметрии у правшей и левшей достоверно не различались друг от друга. Но что особенно важно: правши в популяции почти в 2 раза преобладали над левшами ($P < 0.001$). Это доказывает наличие у домовой мыши видовой правосторонней асимметрии передних конечностей.

Приведенные результаты были подтверждены в исследованиях Г. М. Глумова (1984), работавшего на кошках. Он использовал 3 вида тестов: предпочтение лапы в начале локомоторной реакции перехода со стартовой площадки на узкую планку, предпочтение лапы при схватывании кусочка мяса, подносимого на конце стержня, и предпочтение лапы при осуществлении инструментальной пищедобывательной реакции. Оказалось, что из 119 животных 66.4 % предпочитали правую переднюю конечность, 21.8 % — левую и 11.8 % одинаково часто пользовались обеими передними лапами. Б. Ф. Толкунов и В. В. Артемова (1983) обучали обезьян (*Macaca fascicularis*) инструментальной деятельности правой и левой передней конечностью и регистрировали при этом вызванные потенциалы (ВП) в симметричных областях моторной коры. Было установлено, что после укрепления двигательного навыка межполушарная асимметрия оказалась значительно более сильно выраженной при выполнении движения правой рукой по сравнению с левой. По данным Г. М. Мчедлишвили и М. Н. Ва-

разашвили (1982), кровь, оттекающая из аорты в правую переднюю конечность кролика, значительно богаче эритроцитами, чем кровь, поступающая в левую переднюю конечность, что может, по их мнению, обеспечивать правостороннюю функциональную асимметрию передних лап. Приведенные факты, таким образом, свидетельствуют о том, что человеческий паттерн асимметрии конечностей вопреки широко распространенному мнению может встречаться и у животных.

Большие возможности для исследования латерализации моторного контроля представляет методика «открытого поля», которая, в частности, позволяет оценить двигательную и исследовательскую активность. Эксперименты проводились на 96 белых крысах линии Вистар и 50 белых мышах линии CC57W (Бианки, 1980; Бианки, Филиппова, 1984). Инактивация коры больших полушарий достигалась посредством односторонней распространяющейся депрессии (Bureš, Burešová, 1962). Были установлены два основных типа видоспецифически латерализованных эффектов полушарной инактивации: выключение левого полушария вызывало преимущественно угнетение моторной активности, а правого главным образом увеличение ее. Отсюда следует, что при интактном мозге левое полушарие активирует двигательную активность, а правое тормозит. Перерезка мозолистого тела приводила к ослаблению межполушарной асимметрии за счет увеличения двигательной активности при изолированном функционировании правого полушария и ее угнетения при работе левого полушария. Эти взаимоотношения в виде схемы представлены на рис. 56.



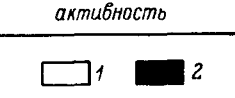


Рис. 56. Схема латерализации контроля общедвигательной активности.

1 — активирующие влияния; *2* — тормозящие влияния. *ДП* — доминирующее полушарие.

Сходные данные были получены при исследовании крыс Long-Evans в экспериментальной ситуации, в которой от животных требовалось проплыть в непрозрачной воде к платформе, расположенной под водой (Kolb et al., 1981). Было показано, что удаление левого полушария создает более серьезный дефицит при выполнении этого задания, чем экстирпация правого.

В один ряд с приведенными фактами можно поставить и некоторые сведения, полученные при изучении подкорковых структур. Шнейдер и соавторы (Schneider et al., 1982) обнаружили у самцов крыс левостороннее преобладание дофаминовых рецепторов в стриатуме. По данным В. А. Батурина и Т. И. Обуховой (1983), левый стриатум крыс играет более важную роль в процессах перестройки пространственной организации двигательных навыков в Y-об-

разном лабиринте, чем правый. А. А. Дутов и С. С. Анохов (1983) установили в хронических опытах на кошках, что генерализованные локомоторные акты чаще запускаются с левого хвостатого ядра, чем с правого.

Левополушарное доминирование может быть также продемонстрировано в острых опытах на кошках. У 36 животных, обездвиженных тубарином, производилось отведение ВП от 170 точек сенсомоторной коры (Бианки, 1980; Бианки, Шрамм, 1980). Сенсомоторная кора была избрана потому, что, согласно многочисленным данным, именно она главным образом определяет предпочтение передней конечности. О межполушарных взаимоотношениях судили по так называемым транскаллозальным (ТКО) и экстракаллозальным (ЭКО) потенциалам. И те и другие отводились гетеротопически в модели дивергенции. В качестве показателя внутриполушарных взаимоотношений служили прямые корковые ответы (ПКО). Как видно на рис. 57, было установлено, что в сенсомоторной коре левого полушария регистрируются более высокоамплитудные положительные компоненты ТКО и ЭКО и отрицательные компоненты ПКО ($P < 0.01$). Площадь отведения электрических реакций в левом полушарии также превышала таковую в правом. На основании этих данных можно заключить, что в тех случаях, когда обнаруживается асимметрия указанных показателей, она, как правило, является левосторонней. К этому можно добавить, что в сенсомоторной коре кошек транскаллозальное облегчение положительного компонента ВП на раздражение седалищного нерва при задержке между ответами около 10 мс было сильнее выражено в левом полушарии, чем в правом ($P < 0.05$) (Бианки и др., 1984).

Таким образом, на основании приведенных и ряда других данных можно говорить о доминировании левого полушария в осуществлении моторного контроля у некоторых животных. Однако существуют факты, свидетельствующие о том, что латеральный контроль двигательных функций у животных является динамичным и его латерализация в ряде случаев смещается в зависимости от обслуживаемой функции.

Исследование пространственных характеристик поведения животных в «открытом поле», а именно направления первоначального движения, показало, что у интактных мышей и крыс достоверно преобладают особи с правосторонней ротацией в начальной части траектории ($P < 0.05$ и $P < 0.01$ соответственно). Крысы бежали вправо в 65 % случаев, влево — в 32 %, а амбилатеральные особи составили 3 %. У мышей правосторонняя ротация отмечалась в 56 %, левосторонняя — в 30 %, а амбилатеральность — в 14 % случаев (Бианки, 1985).

Глик, суммируя данные, полученные на 602 крысах, пришел к выводу, что самки крыс достоверно предпочитают правостороннее направление ротации (Glick, Ross, 1981). Отмечено также, что у самок крыс, как новорожденных, так и взрослых, преобладают правостороннее смещение хвоста и правосторонняя ротация,

обусловленная введением амфетамина (Ross et al., 1981). То же направление поворотных тенденций наблюдалось у золотистых хомячков (Giehrl, Distel, 1980). Выключение правого полушария у крыс приводило к достоверному преобладанию левосторонней ротации в «открытом поле», которая сменяла правостороннее вращение или симметрию у части животных ($P < 0.01$). Отсюда следует, что у животных с интактным мозгом правое полушарие активирует правосторонние ротации и тормозит левосторонние. Выключение левого полушария, как правило, не вносило изменений в направление вращений (Бианки, 1985).

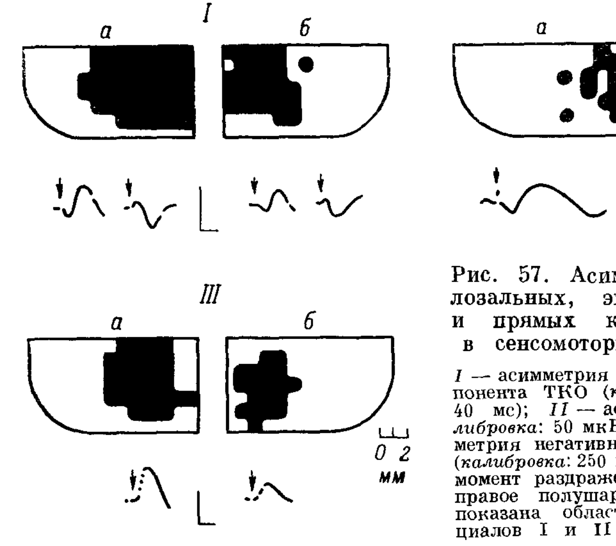


Рис. 57. Асимметрия транскаллозальных, экстракаллозальных и прямых корковых ответов в сенсомоторной коре кошек.

I — асимметрия положительного компонента ТКО (*калибровка*: 250 мкВ, 40 мс); *II* — асимметрия ЭКО (*калибровка*: 50 мкВ, 20 мс); *III* — асимметрия негативного компонента ПКО (*калибровка*: 250 мкВ, 20 мс). *Стрелки* — момент раздражения. *а* — левое, *б* — правое полушария. *Черным цветом* показана область отведения потенциалов I и II рангов (51—100 %).

Односторонняя инактивация полушария позволила выявить межполушарную асимметрию пространственно-моторного компонента двигательно-пищевых условных рефлексов (Удалова, Михеев, 1982). В начале образования дифференцирования, как и следовало ожидать, исследуемая совокупность животных разбилась на группы с предпочтением левой или правой дверцы-экрана, на которую экспонировались раздражители, и амбилатеральных особей. Инактивация правого полушария приводила к увеличению во всей выборке в целом левостороннего предпочтения ($P < 0.05$). Выключение же левого полушария не вызывало каких-либо изменений предпочтения. Эти данные совпадают с описанными ранее и свидетельствуют о доминирующей роли правого полушария в контроле пространственных предпочтений.

Суммируя изложенное выше, можно утверждать, что у животных в ряде случаев удается обнаружить латеральную специализацию мозга при осуществлении моторного контроля. Показана доминирующая роль левого полушария в предпочтении передней конечности, в двигательной и исследовательской активности,

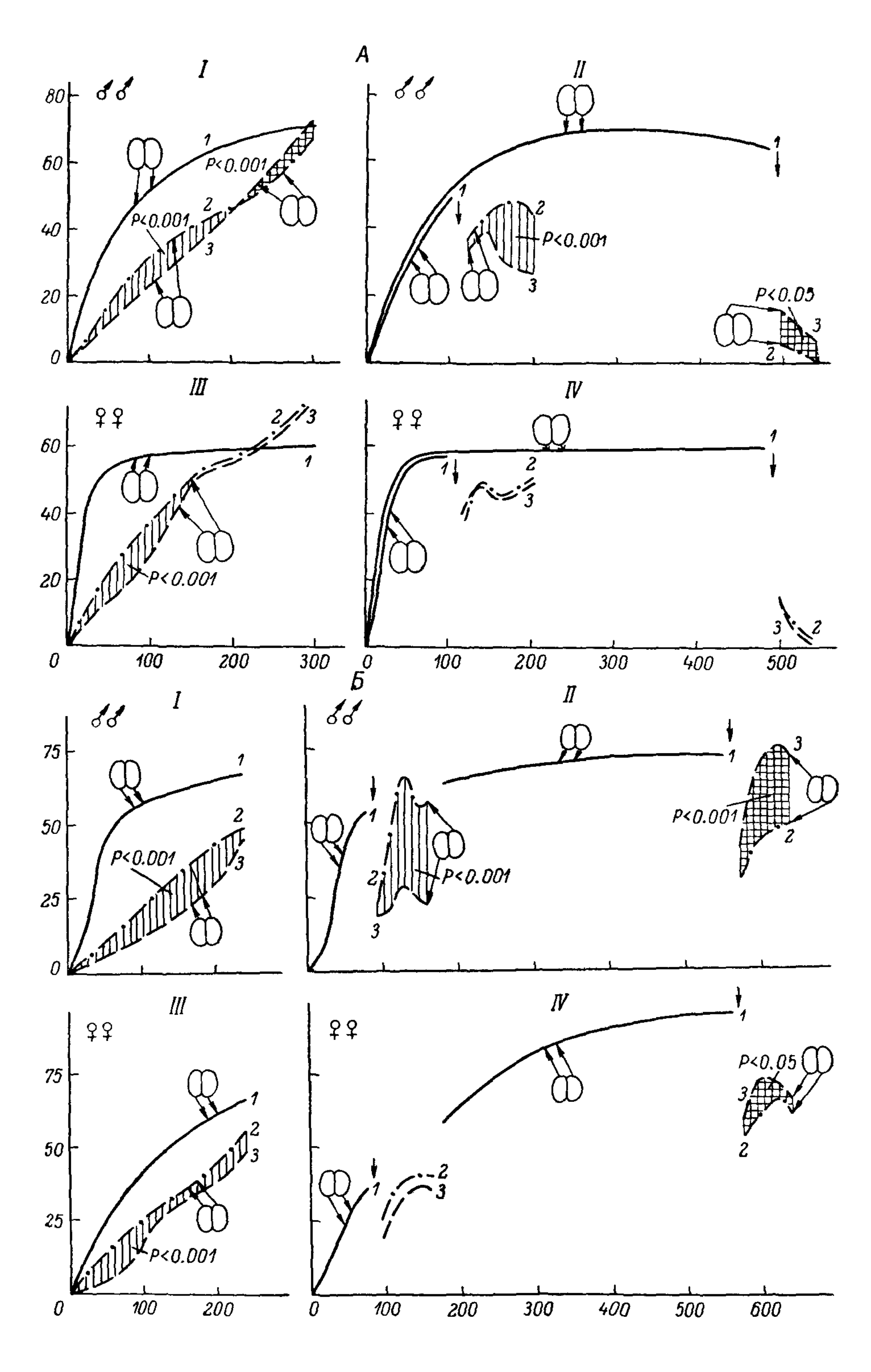
во взаимодействии транскаллозального и таламокортикального потоков возбуждения в сенсомоторной коре. Вместе с тем если двигательное поведение животных приобретает пространственную окраску, то доминирующая роль может переместиться в правое полушарие.

Условный рефлекс. Условный рефлекс представляет собою основной феномен ВНД, поэтому изучение его латерализации представляет особый интерес.

В экспериментах на 372 крысах линии Вистар изучались электрооборонительные условные рефлексы на световой раздражитель по методике двустороннего активного избегания в челночной камере. Использовались два варианта опыта: предварительное выключение с помощью распространяющейся депрессии коры правого или левого полушария и последующая выработка условного рефлекса и обратный вариант — предварительное образование рефлекса и последующее отключение полушарий (Бианки, 1984). Полученные результаты приведены на рис. 58, *А*. В опытах отчетливо выступила асимметрия выработки условного рефлекса, которая в своей динамике проходила две фазы. Во время I фазы условный рефлекс быстрее образовывался и был более прочным в правом полушарии ($P < 0.001$). Во II фазе он, напротив, был более прочным в левом полушарии, чем в правом ($P < 0.001$). В I фазу асимметрия в среднем достигала 15 %, а во II — 8 %. Сходные результаты были получены и при изучении у 58 крыс электрооборонительных условных рефлексов двустороннего избегания в челночной камере на звук [а] (рис. 58, *Б*). Существование II, как правило, более летучей фазы левополушарной асимметрии удалось подтвердить и с помощью выработки у крыс инструментальных электрооборонительных условных рефлексов на звуковой сигнал. Изучались и инструментальные двигательно-пищевые условные рефлексы на экспозицию различных геометрических фигур. В ответ на предъявление раздражителя крыса должна была отклонить головой специальную дверцу. У 179 животных в начале образования этого простого рефлекса удалось выявить доминирование правого полушария, которое затем сменялось межполушарной симметрией (рис. 59).

Приведенные и другие аналогичные данные указывают на то, что у животных имеется латерализация образования условных рефлексов: на первых этапах их выработки доминирует правое полушарие, а после упрочения левое. Эта закономерность может быть обозначена как правило право-левого смещения (инверсии) условного рефлекса (Бианки, 1985). В более развернутом виде его можно сформулировать так: на первых этапах выработки условный рефлекс образуется раньше, является более прочным и часто осуществляется быстрее в правом полушарии, после же его стабилизации он становится более прочным, а иногда и осуществляется быстрее в левом полушарии.

С точки зрения указанного правила можно рассматривать и некоторые факты латерализации обучения решению экстраполя-



А
I
II
III
IV
Б
P<0.001
P<0.05

ционной задачи. Для опытов использовалось 85 взрослых крыс-пасюков (Бианки, Филиппова, 1982). Применялась методика с ширмой для изучения экстраполяции направления движения пищевого раздражителя, предложенная Л. В. Крушинским (1977). Полученные результаты показали, что исходная способность к экстраполяции, обычно рассматриваемая как врожденная и тестируемая при первом предъявлении раздражителя, контролируется у крыс симметрично обоими большими полушариями головного мозга. Однако обучение решению экстраполяционной задачи, которое имеет место при неоднократном предъявлении, приводит к возникновению функциональной межполушарной асимметрии. Примечательно, что достаточно всего нескольких сочетаний, чтобы симметрия превратилась в асимметрию. Латерализации обучения экстраполяции присущи некоторые черты динамичности. У взрослых животных при увеличении времени адаптации к установке доминирование правого полушария сменяется доминированием левого, что соответствует правилу право-левого смещения при обучении.

Наконец, следует остановиться еще на вероятностном обучении. Для этих опытов использовалось 28 крыс линии Вистар (Бианки, 1985). Условные рефлексы вырабатывались на экспозицию геометрических фигур при пищевом подкреплении с различной вероятностью. Главное, что обращает на себя внимание в этих экспериментах, это то, что была опять-таки обнаружена двухфазная видовая асимметрия. Во время I фазы, проявляющейся при 25%-ном случайном подкреплении, по вероятности возникновения правильных реакций доминировало правое полушарие (в среднем на 17 %). Во II фазу, отмечавшуюся при 50%-ном случайном подкреплении, преобладало левое полушарие (в среднем на 11 %). В обоих случаях результаты были статистически значимыми ($P < 0.01$). Обе эти фазы можно рассматривать как еще одно подтверждение правила право-левого сдвига при обучении.

Коммуникационные функции. Развитие полушарной специализации у человека, как уже упоминалось, чаще всего связывали с возникновением речи. Очевидно, что исследование церебральной асимметрии контроля коммуникационных функций у животных представляет большой интерес.

Доказательством латеральной специализации переднего мозга может быть, разумеется, только асимметричное влияние именно этой структуры на исследуемую функцию. В работе Ноттебома

Рис. 58. Влияние выключения правого и левого полушарий у крыс на электрооборонительные условные рефлексы активного двустороннего избегания при перекрестном подкреплении.

А — условные рефлексы на свет, *Б* — на звук. *I*, *III* — опыты с предварительным, *II*, *IV* — с последующим выключением полушария (*стрелка* — выключение полушария). *По оси абсцисс* — количество сочетаний; *по оси ординат* — процент правильных ответов. *1* — при активном состоянии обоих полушарий, *2* — правого, *3* — левого полушария. *Полусферы* — условные обозначения больших полушарий; *одинарной штриховкой* обозначена I фаза асимметрии, *двойной* — II фаза.

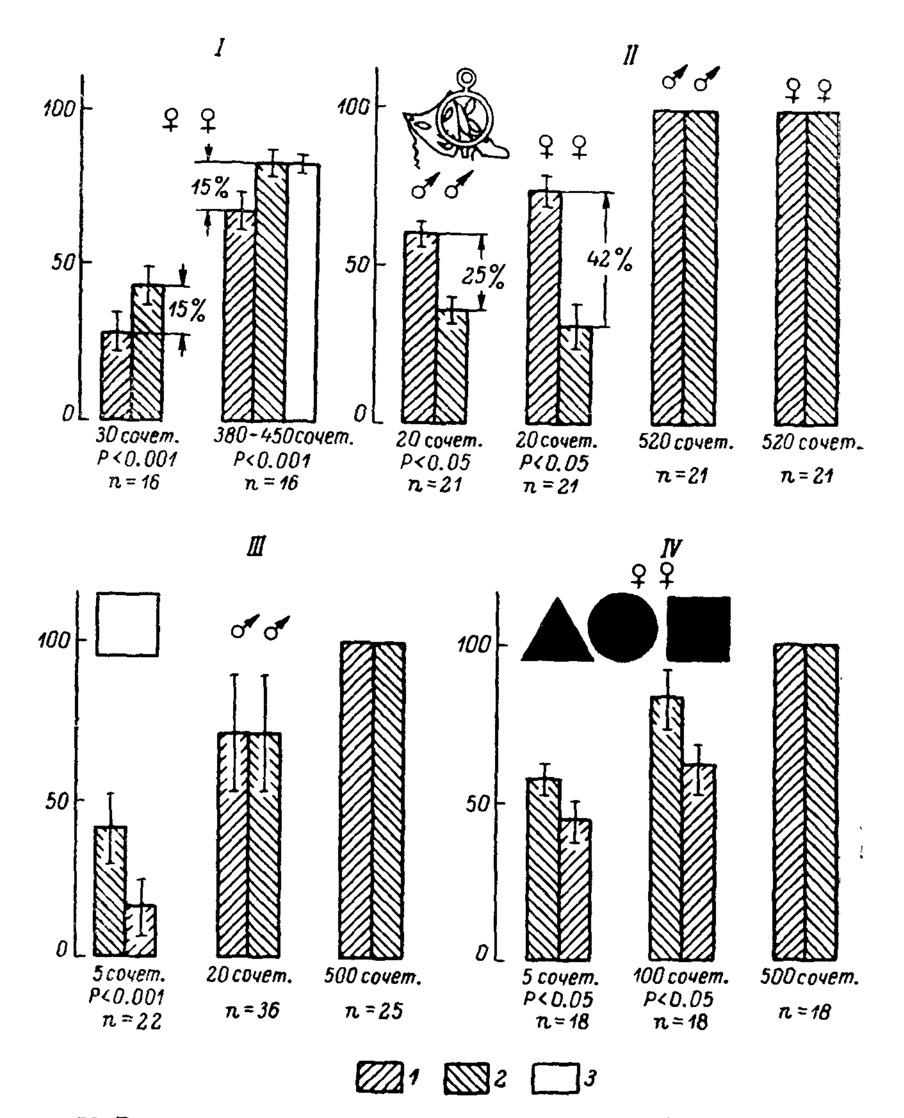
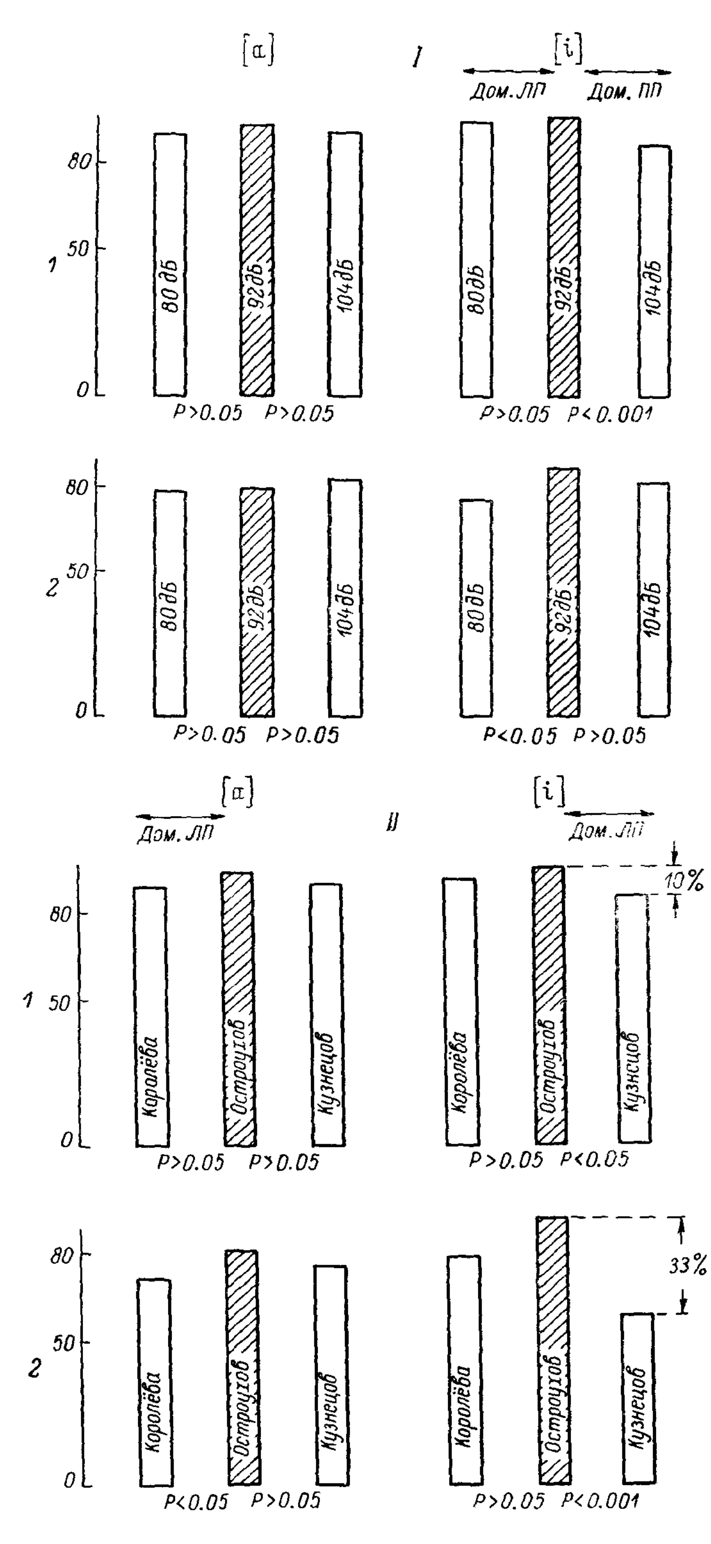


Рис. 59. Влияние выключения правого и левого полушарий у крыс на инструментальные условные рефлексы.

I — элеитрооборонительные условные рефлексы на звук; *II* — двигательно-пищевые условные рефлексы на изображение фигуры Попельрейтера, *III* — на контурный квадрат, *IV* — на сплошные геометрические фигуры. *По оси ординат* — процент правильных ответов. *1* — выключение левого, *2* — выключение правого полушарий; *3* — активное состояние обоих полушарий.

(Nottebohm, 1979) изучались последствия удаления симметричных зон hyperstriatum ventrale на видоспецифическую вокализацию у канареек. Оказалось, что после повреждения правой зоны hyperstriatum ventrale птицы воспроизводят дооперационный репертуар с потерей лишь некоторых компонентов песни. После повреждения симметричных зон слева пение полностью нарушается. Эти данные доказывают существование левополушарного доминирования контроля вокализации у канареек, т. е. существование моторной асимметрии в осуществлении коммуникативных функций. Следует отметить, однако, что работа проводилась только на самцах и неясно поэтому, присуща ли указанная межполушарная асимметрия всему виду в целом.

Латерализация восприятия животными коммуникативных сигналов была исследована на примере восприятия звуков человеческой речи (Бианки, 1985). Предварительно в работах по восприятию гласных (Бару, 1978) и согласных (Morse, Snowdon, 1975) было показано, что животные способны дискриминировать гласные и согласные звуки и эта дискриминация инвариантна к некоторым преобразованиям. Эти сведения позволяют поставить вопрос о латерализации категориального восприятия животными речевых стимулов. С этой целью в серии экспериментов у крыс вырабатывалось дифференцирование гласных звуков [a] и [i], а затем в условиях инактивации правого или левого полушария исследовалась реакция на эти же звуки, но преобразованные по интенсивности, частоте основного тона или длительности Использовалась двигательно-пищевая инструментальная методика. Условный рефлекс заключался в отклонении головой одной из двух дверец в ответ на определенный сигнал. В качестве доминирующего по инвариантности признавалось то полушарие, при функционировании которого реакция на преобразованные, тестирующие сигналы не отличалась от реакции на основной раздражитель. Иначе говоря, принималось, что в доминирующем полушарии преобразованные агенты воспринимались как основные. Полученные результаты представлены на рис. 60. На фрагменте *I* показаны данные, обнаруженные при преобразовании звуков [a] и [i] по параметру интенсивности. Видно, что при использовании в качестве тестирующего стимула относительно слабого звука [i] удалось обнаружить доминирование левого полушария ($P < 0.05$), а при тестировании относительно сильного звука [i] — доминирование правого полушария. При исследовании преобразования гласных по параметру частоты основного тона (фрагмент *II*) доминирование левого полушария наблюдалось в одних случаях при анализе звука [a], в других — при анализе звука [i]. Еще более отчетливые результаты были получены при преобразовании гласных по параметру длительности (фрагмент *III*). В этой части работы при всех использованных преобразованиях длительности звуков [a] и [i] было обнаружено доминирование левого полушария по инвариантному распознаванию. Таким образом, данные, полученные при различных формах



[a]
I
[i]
Дом. ЛП
Дом. ПП
80
50
1
0
80 дб
92 дб
104 дб
P>0.05
P>0.05
P>0.05
P<0.001
2
P<0.05
[a]
II
[i]
Дом. ЛП
Королёва
Остроухов
Кузнецов
10%
33%

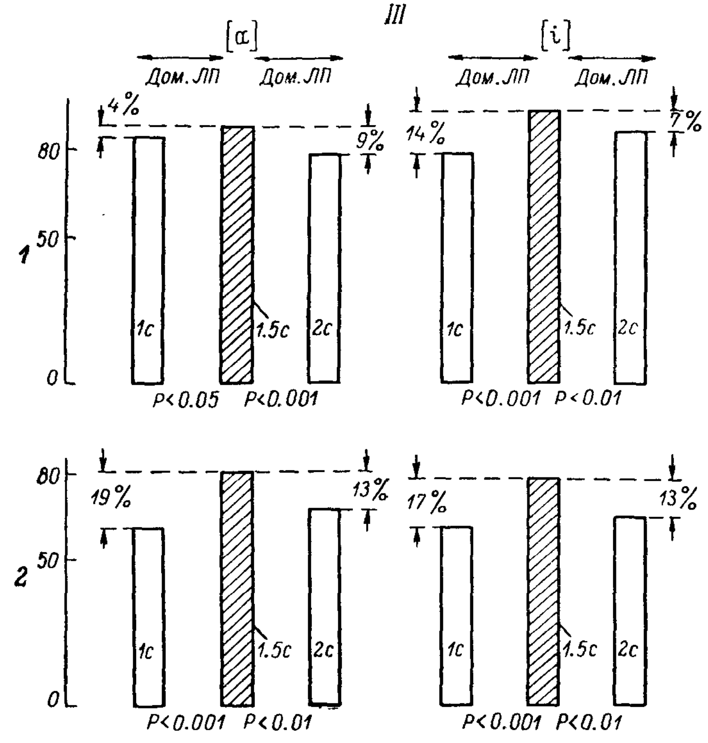


Рис. 60. Инвариантное распознавание крысами гласных звуков [а] и [i] после выключения левого и правого полушарий.

I — преобразование по интенсивности, *II* — по частоте основного тона, *III* — по длительности после выключения коры правого (*1*) или левого (*2*) полушария. *По оси ординат* — проявление анализа, %. ***Внутри столбиков*** указаны характеристики сигналов; *заштрихованные столбики* — реакции на основные раздражители, *незаштрихованные* — на тестирующие. [а] и [i] — анализируемые раздражители. *Стрелками над диаграммами* обозначены зоны доминирования левого (*Дом. ЛП*) и правого (*Дом. ПП*) полушарий.

преобразования дифференцируемых гласных [а] и [i], свидетельствуют о том, что у животных имеется латерализация инвариантного восприятия некоторых гласных звуков человеческой речи. При этом, как правило, наблюдается доминирование левого полушария.

Эмоции. В литературе накоплено много фактов, свидетельствующих о преимущественной роли правого полушария человека в осуществлении эмоций (Campbell, 1982). Широкое распространение получило представление о связи положительных эмоций с левым полушарием, а отрицательных — с правым, иначе говоря, точка зрения о латерализации у человека знака эмоций (Dimond et al., 1976; Tucker, 1981). Проанализировав ряд данных, полученных в основном у больных с латерализованными мозговыми поражениями, Дененберг (Denenberg, 1981) пришел к выводу о том, что они указывают на латерализацию слабых эмоций

в левом полушарии, а сильных — в правом. При этом он, очевидно, учитывал и бо́льшую эмоциональность правого полушария.

Латерализация эмоциональных реакций отмечена в ряде экспериментов, проведенных на животных. Роджерс и Ансон (Rogers, Anson, 1979) исследовали межполушарную асимметрию функций переднего мозга у цыплят, использовав в качестве ингибирующего агента одностороннее введение циклогексимида. Оказалось, что инактивация левого полушария в отличие от правого вызывала усиление агрессивного и полового поведения. По мнению авторов, эти результаты свидетельствуют о тормозном влиянии левой гемисферы на изучаемые формы поведения. Введение циклогексимида в левое полушарие нарушало обучение зрительной дискриминации и вызывало замедление слуховой габитуации, показателем которой служило угашение ориентировочной реакции на пугающий звук. Специальными опытами было показано, что постоянство внимания также связано с функционированием левого полушария. Эти факты трактуются авторами как свидетельство активирующей роли левого полушария в отношении исследованных реакций.

Принципиально те же результаты были получены позже при использовании для инактивации полушарий *L*-глутамата (Howard et al., 1980), а также при монокулярном предъявлении зрительных стимулов и активном состоянии обеих гемисфер (Andrew, 1983). Эндрю (Andrew, 1983) отметил также, что предъявление пугающего раздражителя только левому глазу цыплят (а следовательно, правому полушарию) вызывало реакцию страха. По мнению автора, эти данные свидетельствуют о доминировании правого полушария в восприятии новых и пугающих стимулов.

Активирующая роль правого полушария в осуществлении эмоциональных реакций продемонстрирована и в других исследованиях. В частности, в работах нашей лаборатории, описанных выше, было показано, что в первую фазу выработки условного рефлекса, обычно называемую «эмоциональной», в его образовании доминировало правое полушарие (Бианки, 1985).

При изучении агрессивного поведения крыс с помощью теста на убивание мышей Дененберг (Denenberg, 1981) обнаружил, что у животных с ранним опытом количество убийств мышей после экстирпации коры правого полушария было меньше, чем после удаления коры левого полушария. То же можно сказать и о реакции вкусовой аверсии, вызываемой хлоридом лития и отражающей, по мнению автора, эмоцию страха. В обоих случаях доминировало правое полушарие.

Иные результаты в отношении латерализации эмоциональных реакций были получены в тесте «открытого поля». Сравнение двигательной активности крыс в первые минуты тестирования при инактивации полушарий при помощи распространяющейся депрессии показало, что выключение левого полушария вызывало снижение этого показателя по сравнению с контролем ($P < 0.05$), а выключение правого — его увеличение ($P < 0.05$) (Бианки, Филиппова, 1984). В последующие минуты асимметрия сглажи-

валась. Можно думать, что двигательная активность в первый период нахождения животного в «открытом поле» отражает реакцию страха, которая затем угасает (Маркель, 1981). В таком случае полученные результаты свидетельствуют о том, что в регуляции данного эмоционального состояния доминирует левое полушарие, а правое оказывает на эмоцию страха тормозное влияние. Сходные данные в тесте «открытого поля» были получены по другим показателям эмоционального состояния: дефекации и уринации у самцов крыс. Оказалось, что у самцов крыс оба показателя существенно уменьшались после выключения левого полушария, тогда как выключение правого не вызывало достоверных изменений по сравнению с контролем (Филиппова, 1982а). Из сказанного следует, что инактивация левого полушария уменьшает эмоцию страха, что совпадает с данными межполушарной асимметрии двигательной активности.

Робинсон (Robinson, 1979) показал, что правосторонний инфаркт мозга, вызванный перевязкой правой сонной артерии, в отличие от левостороннего вызывает гипертрофированную эмоциональную активность в «беличьем колесе» и изменяет уровень катехоламиновых трансмиттеров в мозге. Это также указывает на тормозную роль правого полушария на эмоциональную активность в норме.

В качестве еще одной модели эмоционального состояния была выбрана реакция избегания крика боли другой особи, так называемый «эмоциональный резонанс» (Бианки и др., 1985). Выработка условного рефлекса заключалась в сочетании нахождения животного в предпочитаемом помещении (более темном или меньшего размера) с раздражением током другого животного, «жертвы». В основе эмоционального резонанса, таким образом, лежал конфликт двух мотиваций — стремления переместиться в предпочитаемое помещение и избежать криков раздражаемой особи (Симонов, 1981). Опыты проводились на крысах линии Вистар.

В первой серии экспериментов освещенность предпочитаемой и непредпочитаемой камер различалась в 10 раз. Полученные результаты представлены на рис. 61. Тестирование реакции «эмоционального резонанса» в состоянии одностороннего выключения коры показало, что у одних животных в ее осуществлении доминировало правое полушарие (фрагмент *I* рис. 61), у других — левое (рис. 61, *II*), и, наконец, у третьей группы крыс межполушарная асимметрия была не выражена (рис. 61, *I II*). На основании межгрупповых различий в поведении мы предположили, что крысы выделенных групп различались по степени эмоциональности: наиболее эмоциональными являлись крысы I группы, характеризующиеся правополушарной асимметрией, менее эмоциональными — животные II группы, у них в осуществлении эмоциональной реакции доминировало левое полушарие. Крысы III группы, характеризующиеся межполушарной симметрией, не способны, по-видимому, к выработке активного избегания на крик боли другой особи. Для подтверждения высказанного предположения

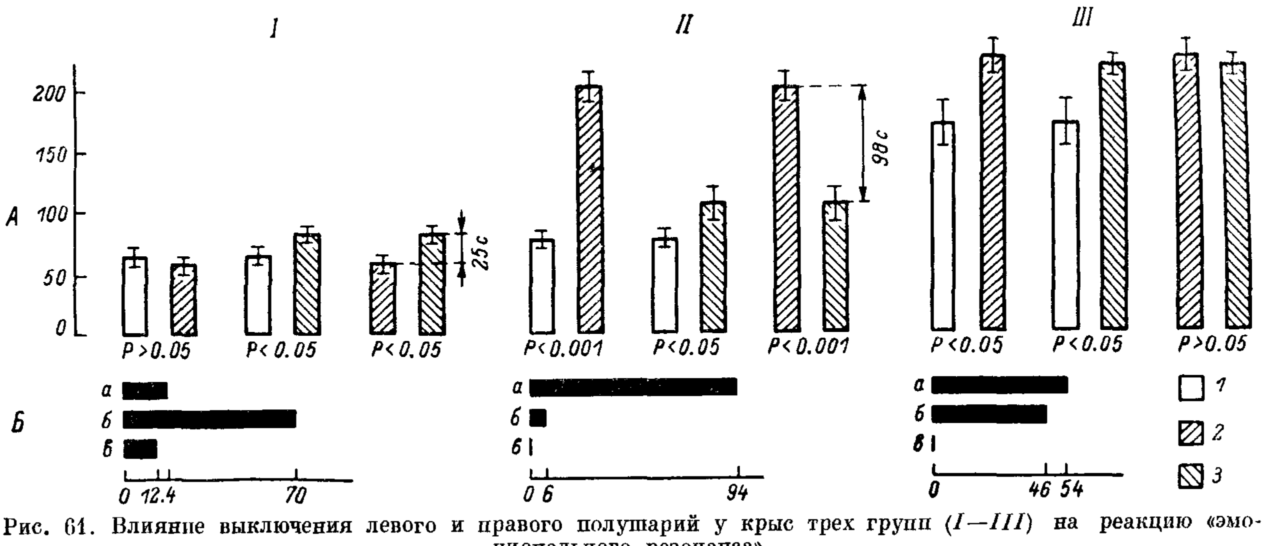


Рис. 61. Влияние выключения левого и правого полушарий у крыс трех групп (*I—III*) на реакцию «эмоционального резонанса».

А — время пребывания в предпочитаемой камере (с) в норме (*1*), после выключения левого (*2*) и правого (*3*) полушарий; *Б* — процент животных (*ось абсцисс*) с доминированием левого (*а*), правого (*б*) полушарий и амбилатеральных особей (*в*).

было проведено еще три серии опытов, в которых моделировалась эмоция разной силы. В первой из них освещенность предпочитаемой и непредпочитаемой камеры была одинаковой и камеры отличались только размером. Это привело к уменьшению мотивации предпочтения, а следовательно, и к ослаблению эмоционального конфликта. Выключение полушарий показало, что в этом случае достоверная межполушарная асимметрия наблюдалась только у самцов и характеризовалась доминированием левого полушария как в *I*, так и во *II* группах животных ($P < 0.01$).

Во второй серии опытов при 10-кратной разнице в освещенности камер в качестве «жертв» использовались особи противоположного пола. По нашему мнению, это должно было привести к усилению эмоционального воздействия, что и подтвердилось увеличением скорости выработки рефлекса. При этом межполушарная асимметрия «эмоционального резонанса» наблюдалась как у самцов, так и у самок: исследуемая реакция осуществлялась преимущественно при функционировании правого полушария ($P < 0.05$).

Наконец, в третьей серии опытов «эмоциональный резонанс» вырабатывался у лактирующих самок на крик детеныша. Тот факт, что в этих условиях рефлекс вырабатывался быстрее, чем в любой из описанных выше серий, позволяет предполагать в этом случае наибольшую силу эмоциогенного воздействия. Опыты показали, что у самок, способных к выработке «эмоционального резонанса», в его осуществлении доминировало правое полушарие, причем степень правосторонней асимметрии была больше, чем это наблюдалось в предыдущих экспериментах ($P < 0.01$).

Полученные результаты, таким образом, позволяют заключить, что в реакции «эмоционального резонанса» у крыс в случае относительно слабой эмоции доминировало левое полушарие, а при более сильной — правое.

Приведенные факты, по нашему мнению, достаточно определенно указывают на существование у животных, так же как и у человека, латеральной специализации больших полушарий головного мозга в отношении регуляции эмоциональных состояний. Однако принципы латерализации нуждаются в дальнейшем экспериментальном обосновании. Накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о том, что у животных, как и у человека, более эмоциональным является правое полушарие. По-видимому, с правым полушарием могут быть связаны как положительные, так и отрицательные эмоции. Наконец, есть указания на то, что у животных, как и у человека, сильные эмоции связаны с правым полушарием, а слабые с левым.

Помехоустойчивость. Прежде всего необходимо подчеркнуть, что мы понимаем помехоустойчивость в широком общебиологическом смысле. Распознавание животными и человеком любых раздражителей в реальных условиях среды происходит, как правило, на фоне помех. Очевидно, что должны существовать специальные нейрофизиологические механизмы, осуществляющие

выделение релевантной и задержку иррелевантной информации. В немногочисленных исследованиях латерализации в головном мозге человека процессов выделения сигналов из шума установлено, что разборчивость речи на фоне помех сильнее нарушается при угнетении правого, «неречевого», полушария (Балонов, Деглин, 1976). Выделение зрительного сигнала из шума происходит успешнее у пациентов с правосторонними поражениями височной доли, чем с левосторонними (Кок, 1967). Ведущую роль в зрительном распознавании текстур играют структуры правого полушария (Меерсон, 1975).

Для изучения вопроса о роли у животных правого и левого полушария в контроле помехоустойчивости у крыс вырабатывали инструментальные пищевые условные рефлексы (Бианки, Удалова, 1983). Раздражители представляли собой текстуры — статистики I порядка или шахматные паттерны. Основные раздражители, положительный и дифференцировочный, отличались разной вероятностью появления элементов стимула. Зашумление заключалось в подаче вместо основного дифференцируемого раздражителя изображений, где вероятность появления элементов была больше, чем у основного дифференцировочного, но меньше, чем у положительного раздражителя. Исследовались два показателя выделения сигнала в условиях помех: распознавание зашумленных зрительных раздражителей и помехоустойчивость зрительного распознавания. В первом случае о степени анализа основных и зашумленных сигналов судили по числу правильных реакций, во втором — по отношению количества правильных реакций на отдельных этапах тестирующего опыта с применением шума к их числу в опыте, где использовались только основные условные сигналы. Полученные данные приведены на рис. 62. Видно, что инактивация левого полушария приводила к ухудшению различения основных и зашумленных сигналов ($P < 0.05$ до $P < 0.001$ в разных сериях). Еще более глубокое ухудшение наблюдалось после инактивации правого полушария ($P < 0.001$). Следовательно, этими экспериментами была выявлена у крыс правосторонняя асимметрия кортикального контроля распознавания зрительных раздражителей в шумах. Обнаруженная асимметрия имела тенденцию к увеличению при использовании слабых и сильных шумов.

У кошек помехоустойчивость зрительной коры правого и левого полушария изучалась в острых опытах по методике ВП (Бианки, Удалова, 1983). ВП отводили от симметричных участков стриарной (поле 17) и парастриарной (поле 18) коры. Основной обнаруженный факт заключался в том, что угнетающее влияние световой помехи на ВП в правом полушарии было выражено более значительно, чем в левом ($P < 0.05$). Это свидетельствует о том, что помехоустойчивость зрительной коры левого полушария кошки может быть выше, чем правого.

Билатеральные механизмы помехоустойчивости можно, в частности, проследить при помощи перерезки мозолистого тела. В поведенческих опытах на крысах изучалось распознавание шах-

матных паттернов в шумах до и после каллозотомии. Эффект разобщения полушарий удалось выявить при сильном зашумлении сигналов. Против ожидания он заключался не в ухудшении, а в некотором улучшении помехоустойчивости в данных условиях. В экспериментах на кошках по методике ВП было обнаружено два типа влияния световой помехи на амплитуду ВП: угнетение и облегчение. После перерезки мозолистого тела более сильно и часто стал наблюдаться эффект облегчения ВП, в то время как угнетение ВП, напротив, проявлялось слабее ($P < 0.05$) (Бианки, Удалова, 1975, 1976; Удалова, 1977).

Роль каллозальной системы в латерализации помехоустойчивости была показана также в острых опытах с поляризацией парастриарной коры кошки анодом постоянного тока (Бианки, Абдуахадов, 1975). Как известно, анодная поляризация приводит к возникновению в поляризуемом полушарии доминантного очага (Русинов, 1969). Было показано, что во время поляризации участка правой парастриарной коры и в периоде последействия в поляризуемом полушарии происходило усиление помехоустойчивости, а в неполяризуемом она ослабевала. После каллозотомии эффект усиления помехоустойчивости увеличивался и проявлялся в обоих полушариях. Эти факты указывают на роль доминантных (суммационно-реципрокных) межполушарных взаимоотношений в управлении помехоустойчивостью.

Таким образом, приведенные выше результаты хронических и острых экспериментов с очевидностью указывают на роль мозолистого тела в осуществлении помехоустойчивости зрительной системы. При этом на первый взгляд удивительно, что мозг животных с разобщенными полушариями при определенных условиях оказывается более помехоустойчивым, чем у интактных. Это редкий пример, указывающий на превосходство расщепленного мозга над нормальным.

Рассмотренные данные в целом позволяют сделать заключение о правосторонней латерализации полушарного контроля помехоустойчивости у крыс. По мере усиления помехи в обеспечение помехоустойчивости сначала включается правое полушарие, затем левое. После расщепления мозга помехоустойчивость может улучшиться либо ухудшиться. Очевидна роль билатеральных механизмов в асимметрии помехоустойчивости.

Вызванные потенциалы. В последние годы вызванные потенциалы (ВП) стали широко использоваться для изучения специализации больших полушарий головного мозга человека. Мы сделали попытку применить их для исследования функциональной межполушарной асимметрии у животных. Для этой цели была разработана топографическая методика множественного отведения ВП от симметричных точек дорсолатерального неокортекса.

Одним из существенных показателей изучаемого феномена асимметрии может быть амплитуда ВП. В острых опытах на кошках отводили ВП примерно от 200 симметричных точек зрительной коры — поля 17, 18 и 19 по карте Хасслера и Мус-Клемента

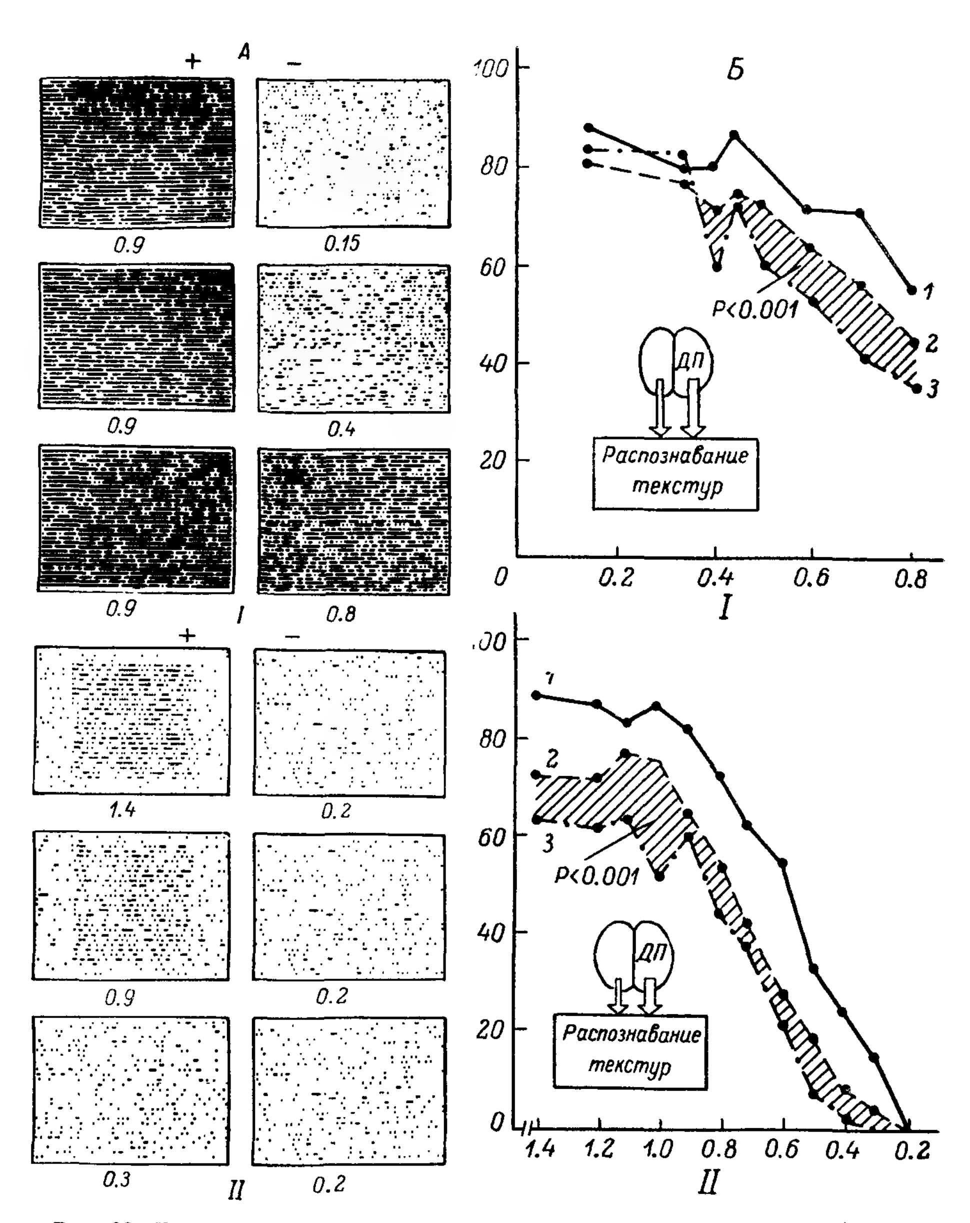


Рис. 62. Латерализация распознавания зашумленных зрительных изображений у крыс.

А — образцы изображений и соответствующие им значения вероятности (*P*) черного (*I*) или белого (*III*) элементов в фоне или отношения сигнал / шум (*II*); *Б* — зависимость процента правильных реакций от степени зашумления у животных с интактным мозгом (*1*), с инактивированным левым (*2*) и правым (*б*) полушариями (*по оси ординат* — процент правильных ответов; *по оси абсцисс* на *I* и *III* — вероятность, на *II* — отношение сигнал / шум; *схемы* показывают полушарные влияния на распознавание зашумленных изображений; *стрелки* — облегчающие влияния; *толщина стрелок* показывает степень влияния; *ДП* — доминирующее полушарие).

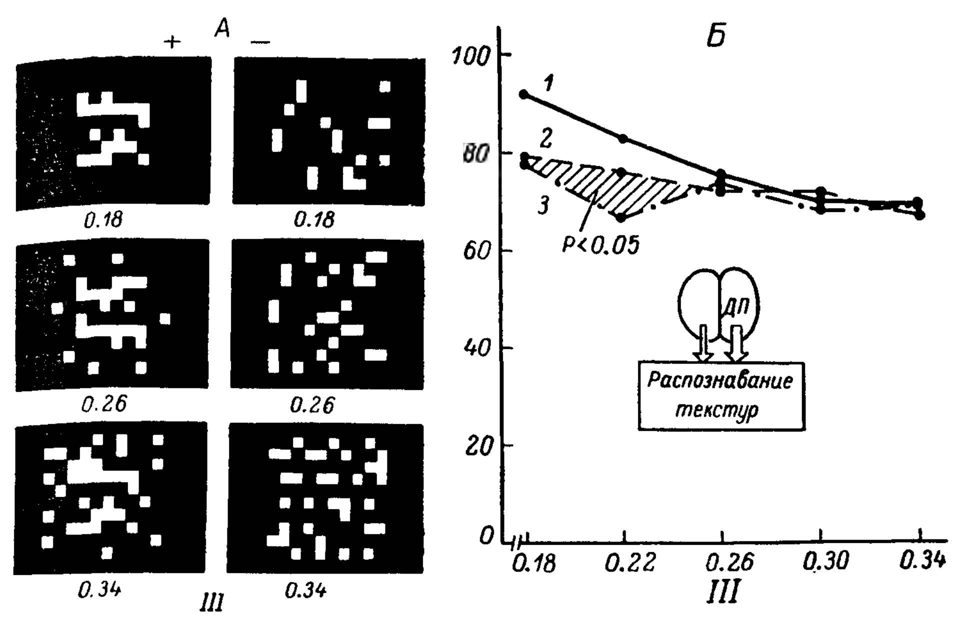
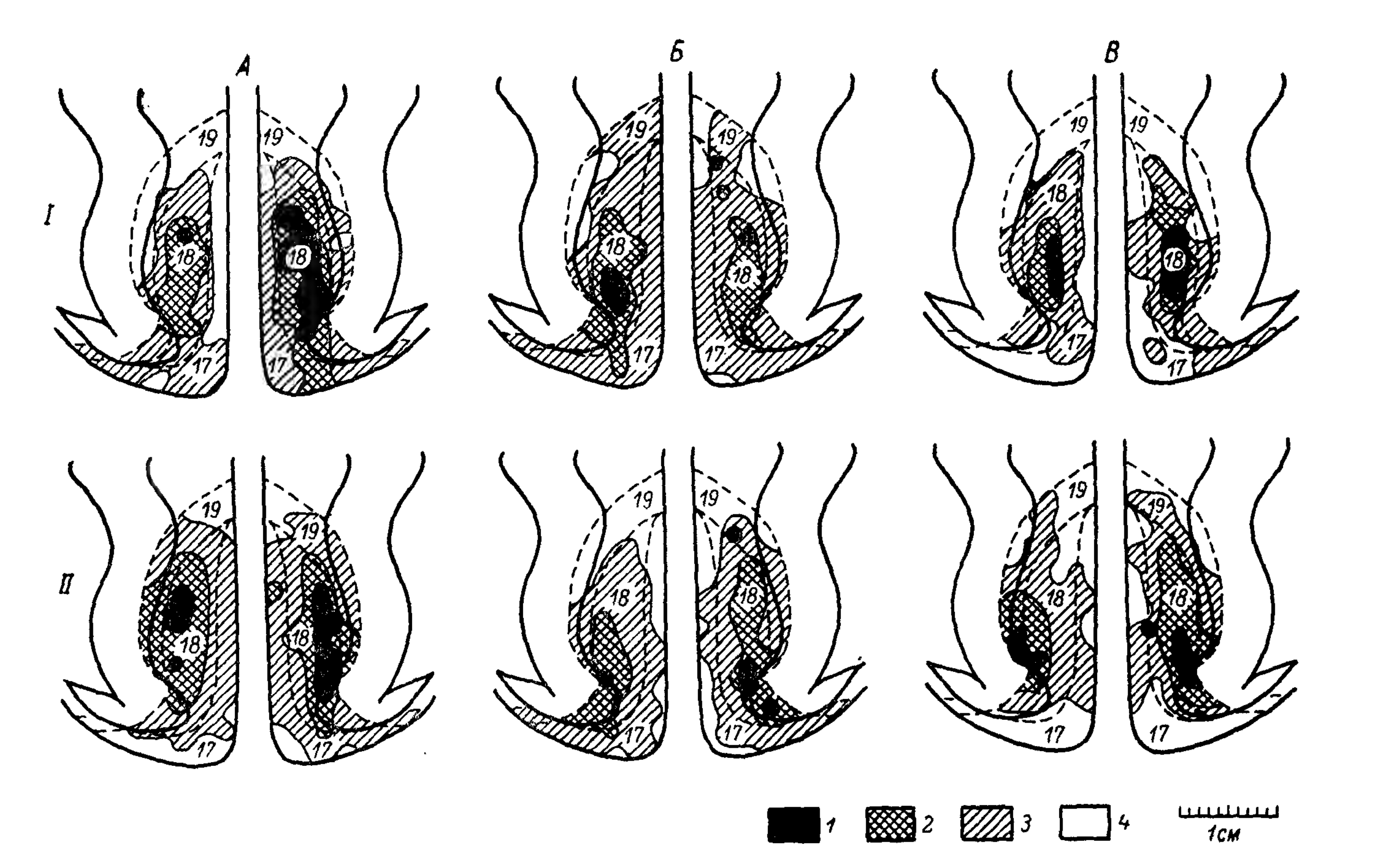


Рис. 62 (*продолжение*).

(Бианки, Филиппова, 1977; Филиппова, 1978). Стимуляция осуществлялась двумя одновременными и строго выравненными по интенсивности монокулярными световыми вспышками. Полученные результаты приведены на рис. 63. Оказалось, что у 57 % исследованных животных по величине положительного и отрицательного компонентов ВП в зрительной коре доминировало правое полушарие, у 26 % — левое и только у 17 % асимметрию выявить не удалось. Таким образом, было установлено доминирование у кошек правого полушария по величине ВП зрительной коры ($P < 0.05$).

Следует подчеркнуть, что у кошек с доминированием ВП правого полушария асимметрия была выражена сильнее, чем у животных с доминированием левого. В частности, это может быть показано с помощью коэффициента асимметрии: частного от деления разности амплитуды ВП в симметричных точках коры на их сумму. Средний коэффициент правополушарного доминирования в данных опытах равнялся 0.185 ± 0.030, а левополушарного — 0.150 ± 0.050.

Правосторонняя асимметрия ВП оказалась не только более сильной, но и более резистентной к разобщению полушарий по сравнению с левосторонней. На рис. 63, *II* видно, что перерезка мозолистого тела вызывала инверсию, т. е. смену доминирующего полушария, только у животных с левосторонней асимметрией и отсутствовала у кошек с доминированием правого полушария.


А
Б
В
I
II
1
2
3
4
1 см

Доминирование правого полушария может быть показано и при сравнении амплитуд ВП, зарегистрированных в симметричных фокусах максимальной активности (ФМА) полей 17 и 18 у кошек (Бианки, Удалова, 1983). Следует отметить, что в некоторых исследованиях у людей также было установлено доминирование правого полушария по величине ВП при предъявлении индифферентных световых вспышек (Cohn, 1964; Bigum et al., 1970). Обычно это связывается с доминированием правого полушария в чувственно-образных и пространственных аспектах поведения.

Межполушарная асимметрия ВП была исследована не только в проекционных, но и в ассоциативных — теменной и заднелобной — областях коры кошки (Бианки и др., 1982). Использовалась та же методика множественного отведения ВП. В качестве стимулов использовались световые вспышки и звуковые щелчки. ВП отводились в теменной коре от 90 точек (поля 4 и 6 по карте Хасслера и Мус-Клемента). Выделялись два основных компонента ассоциативных ответов (АО): ранний и поздний.

На рис. 64 представлены усредненные карты распределения ранних компонентов АО в теменной коре при слабом и сильном раздражении. Видно, что в большинстве случаев зоны отведения наиболее высокоамплитудных ответов в левом полушарии были больше, чем в правом ($P < 0.05$). Асимметрия на слабые световые раздражители была выражена несколько сильнее. При звуковой стимуляции степень выраженности асимметрии практически не зависела от силы раздражения. Перерезка мозолистого тела не приводила к достоверному изменению величины и направления асимметрии ранних компонентов АО.

Распределение амплитуды поздних компонентов АО в симметричных зонах теменной коры (рис. 64, *II*) также показало преобладание зоны отведения наиболее высокоамплитудных ответов в левом полушарии как у интактных, так и у каллозотомированных животных ($P < 0.05$). Асимметрия поздних компонентов звуковых АО была выражена сильнее, чем световых. Сила раздражения практически не влияла на величину коэффициента асимметрии. После перерезки мозолистого тела асимметрия сохраняла свой знак и несколько увеличивалась.

При исследовании заднелобной зоны коры у кошек были выявлены сходные закономерности. По показателю поздних компонентов АО наблюдалась левосторонняя асимметрия ответов при зрительной стимуляции ($P < 0.05$). Что касается слуховых АО, то в этом случае удалось выявить лишь тенденцию к их

Рис. 63. Асимметрия ВП в зрительной коре кошек.

А — доминирование правого, *Б* — левого полушария; *В* — амбилатеральные особи. *I* — до, *II* — после перерезки мозолистого тела. *1* — I класс ранжирования (амплитуды ВП 100—76 %), *2* — II (амплитуды 75—51 %), *3* — III (амплитуды 50—26 %), *4* — IV класс (амплитуды до 25 %). *На всех картах слева* — левое полушарие, *справа* — правое. *17*, *18*, *19* — поля мозга.

левостороннему доминированию. Сила применявшихся раздражителей существенно не влияла на величину и направление асимметрии. Перерезка мозолистого тела вызывала некоторое увеличение асимметрии.

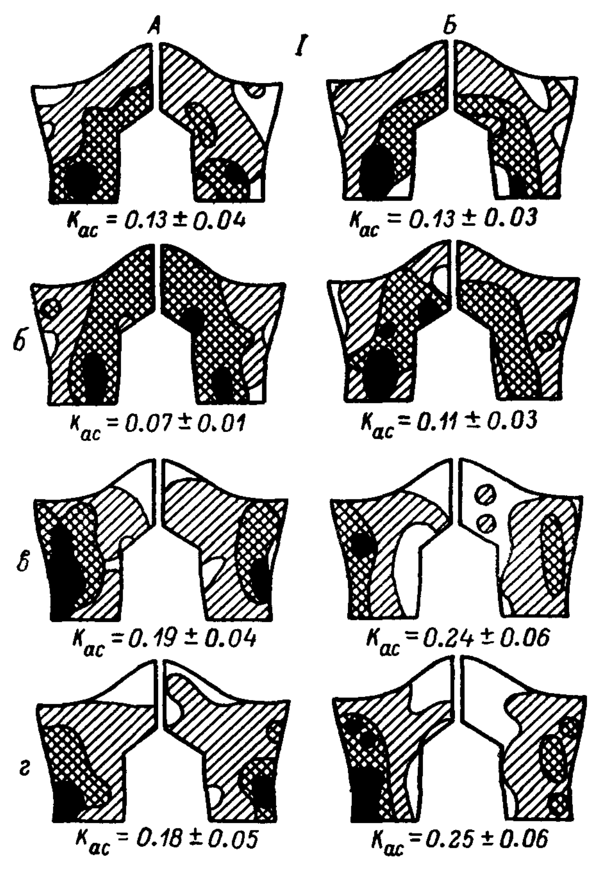


Рис. 64. Асимметрия ВП в теменной коре кошек.

I — ранние, *II* — поздние компоненты ассоциативных ответов. *А* — до, *Б* — после перерезки мозолистого тела. *а*, *б* — световые, *в*, *г* — звуковые стимулы; *а*, *в* — слабые, *б*, *г* — сильные раздражители. *1*—*4* как на рис. 63. *На каждой карте слева* — левое полушарие, *справа* — правое. $К_{ac}$ — коэффициент асимметрии ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$).

Таким образом, в ассоциативной коре удалось обнаружить доминирование величины ВП в левом полушарии. Эта асимметрия могла отражаться на обоих компонентах АО. Ранний компонент обычно связывается с активацией специфических ядер таламуса, а поздний — с функционированием ассоциативных и неспецифических подкорковых систем. Следовательно, левостороннюю асимметрию могут иметь как специфические, так и неспецифические восходящие потоки возбуждения.

Полученный экспериментальный материал, по-видимому, свидетельствует о самом факте существования у животных видовой функциональной межполушарной асимметрии. В проекционной (зрительной) коре по показателю величины ВП доминирует правое полушарие, а в ассоциативной (теменная, сенсомоторная) — левое.

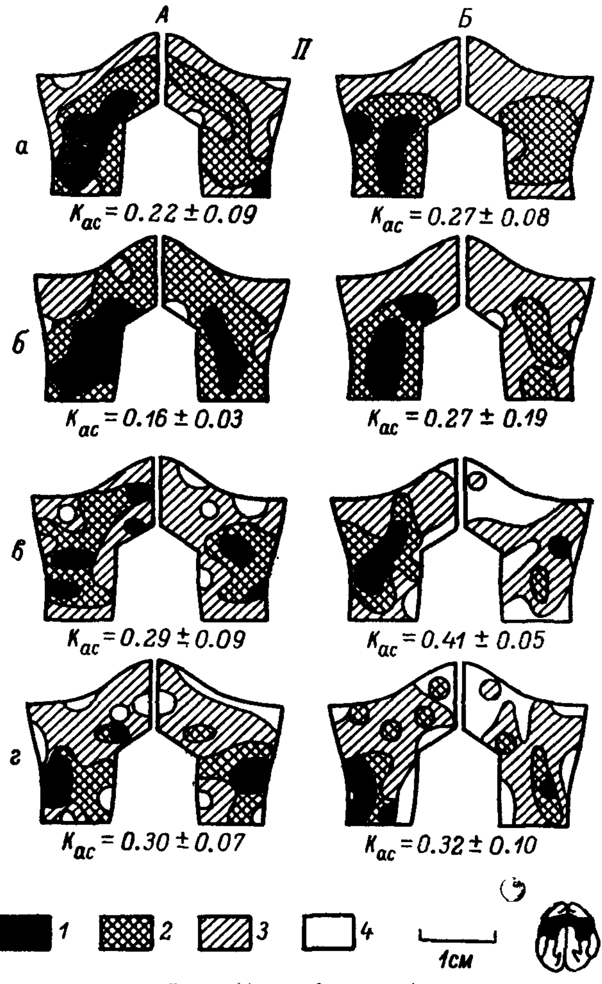


Рис. 64 (*продолжение*).

Биохимическая асимметрия. Важным аспектом полушарной специализации, привлекающим в настоящее время все большее внимание, является биохимическая асимметрия мозга. Одним из наиболее доказательных исследований этого вопроса следует считать эксперименты Глика и соавторов, проведенные на животных (Glick et al., 1975, 1977; Zimmerberg et al., 1978). Прежде

всего они показали, что введение агонистов дофамина, в частности амфетамина и опоморфина, вызывает вращение у нормальных крыс, подобно тому как это имеет место после одностороннего поражения нигростриарной системы (Jerussi, Glick, 1974; Glick et al., 1975, 1977). Механизмом этого явления считается стимуляция выделения дофамина, которая, очевидно, осуществляется асимметрично в правой и левой частях нигростриарной системы. Факт, что амфетамин оказывает пресинаптическое действие на нейроны нигростриарной системы, а опоморфин — постсинаптическое, дает авторам основание предполагать наличие как пре-, так и постсинаптической асимметрии указанного отдела центральной нервной системы (Glick et al., 1975, 1977). Далее было отмечено, что естественные латеральные тенденции в поведении интактных крыс — вращение в предпочитаемом направлении, предпочтение одной стороны в Т-образном лабиринте, а также при осуществлении инструментальной реакции, коррелировали с асимметрией содержания дофамина в правой и левой частях нигростриарной системы: на стороне, контралатеральной предпочитаемому направлению, содержалось больше дофамина на 10—15 %, чем на противоположной. Введение амфетамина усиливало латеральные пространственные тенденции, а также увеличивало асимметрию в содержании дофамина до 25 % (Zimmerberg et al., 1974; Glick et al., 1977). Данные эксперимента позволили авторам заключить, что вращательные движения являются утрированной формой пространственного поведения, обусловленного в свою очередь асимметрией нигростриарной системы (Glick et al., 1977). Позже Ямамото с соавторами (Yamamoto et al., 1982) подтвердил данные Глика, показав, что у нормальных крыс, обученных вращательным движениям, при подкреплении навыка наблюдалось асимметричное высвобождение дофамина: на стороне, контралатеральной направлению вращения, его концентрация была больше на 30 %.

Другим интересным фактом, касающимся природы мозговой асимметрии, является значительное усиление вращений после перерезки мозолистого тела. Такое усиление сопровождалось увеличением асимметрии в содержании дофамина и возникновением асимметрии в содержании ацетилхолина (Glick et al., 1975, 1977).

В другом исследовании изучалось усвоение деоксид-глюкозы в мозге нормальных крыс, а также после введения амфетамина (Glick et al., 1979). Показано наличие лево- и правосторонней асимметрии метаболизма в передней коре, гиппокампе, таламусе и гипоталамусе, а также в мозжечке. Введение амфетамина вызывало смену левосторонней асимметрии метаболизма во фронтальной коре и гиппокампе на правостороннюю, а также увеличивало латеральные различия в усвоении деоксид-глюкозы, наблюдавшиеся у интактных крыс. А. В. Черноситов и Р. Ф. Морозова (1980) сообщили о межполушарной асимметрии в содержании катехоламинов у крыс линии Вистар, сопровождавшейся асимметрией ЭЭГ. Показана биохимическая асимметрия между полуша-

риями крыс в распределении триптофана и серотонина (Mandell, Knapp, 1979; Mandell et al., 1979).

В последнее время появились данные о видоспецифической асимметрии содержания некоторых веществ в головном мозге животных. Слопсема и соавторы (Slopsema et al., 1982) обнаружили левостороннее преобладание содержания дофамина в мозге крыс. Однако Розен и соавторы (Rosen et al., 1984) сообщили о более высокой концентрации дофамина в правом полушарии крыс, а норадреналина — в левом. В левом полушарии наблюдался также более высокий уровень метаболизма серотонина. Содержание свободных жирных кислот, зарегистрированное в левом полушарии мозга мыши, было в два раза выше, чем в правом (Pediconi, Rodriguer de Turco, 1984). По данным А. А. Дутова и С. С. Анохова (1983), левое хвостатое ядро кошек характеризуется большей чувствительностью к стимуляторам и ингибиторам дофаминергической передачи.

Имеются отдельные сведения о латерализованном действии нейропептидов. Введение метионин-энкефалина вызывало развитие флексии левой задней конечности, а лейцин-энкефалина — правой задней конечности у крыс (Бакалкин и др., 1980). Агент белковой природы, содержащийся в левом полушарии крыс, способствовал развитию левосторонней позной асимметрии, а в правом полушарии — соответственно правосторонней асимметрии (Бакалкин и др., 1981).

Очевидно, что факты видовой биохимической асимметрии мозга животных следует прежде всего сопоставить с данными о латерализации контроля некоторых видов моторики. В нашей лаборатории изучалось изменение межполушарной асимметрии двигательной активности у мышей под действием фенамина (Филиппова, 1982б). Опыты проводились по методике «открытого поля» в сочетании с функциональным выключением полушарий при помощи распространяющейся депрессии. Ранее в этих условиях было показано, что в осуществлении двигательной активности у мышей доминирует левое полушарие (Бианки и др., 1984). На рис. 65 представлено влияние выключения левого и правого полушария на двигательную активность мышей после введения препарата. Видно, что достоверная межполушарная асимметрия наблюдалась после инъекции фенамина в дозе 3 мг/кг. Этот эффект был обусловлен значительным увеличением двигательной активности животных по сравнению с нормой при функционировании левого полушария. Сопоставление величины межполушарных различий в норме и после введения фенамина в дозе 3 мг/кг показало увеличение асимметрии за счет активирующего действия препарата преимущественно на левое полушарие.

Полученные данные о латерализованном влиянии фенамина в совокупности с приведенными выше сведениями о видовой лево-правосторонней асимметрии в содержании некоторых веществ свидетельствуют о различном биохимическом статусе правой и левой половины мозга животных.

Морфологическая асимметрия. Одни из первых исследований морфологической асимметрии мозга человека проведены в нашей стране сотрудниками Московского института мозга. Так, Е. П. Кононова (1935) при изучении мозга 5 человек показала, что у правшей превалирует площадь нижней лобной области и, в частности, полей 45 и 47 в левом полушарии. С. М. Блинков (1940) установил, что по показателю средней разницы между размерами площадей в височной области в правом и левом полушариях наибольшие различия наблюдаются по величине площадей 22 и 42, а также полюсного отдела 22/38. По наблюдениям Н. С. Преображенской

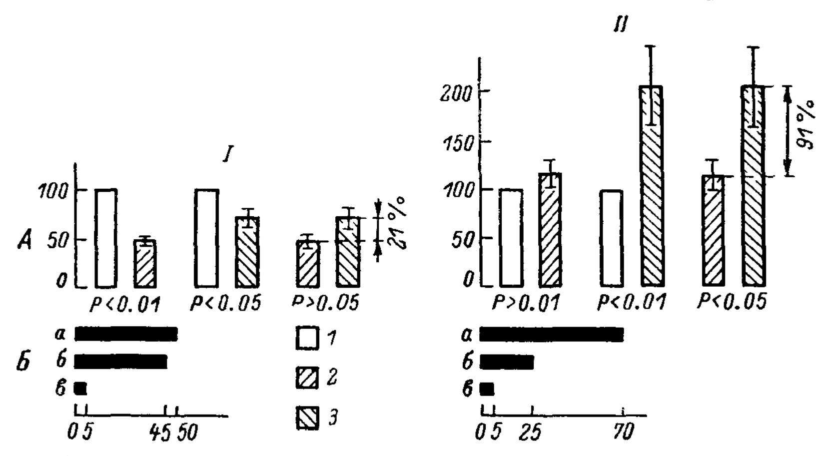


Рис. 65. Влияние выключения левого и правого полушарий мышей при действии фенамина в дозе 1 мг/кг (*I*) и 3 мг/кг (*II*) на двигательную активность в «открытом поле».

А — количество пересечений квадратов поля в % по отношению к норме. *1* — до выключения полушарий, *2* — после выключения левого, *3* — правого полушария. *Б* — процент животных (*ось абсцисс*) с доминированием левого (*а*), правого (*б*) полушарий и амбилатеральных особей (*в*).

(1948), в левой зрительной области коры только поле 19 имеет тенденцию к преобладанию по площади по сравнению с правым, тогда как филогенетически более старые зрительные поля 17 и 18 ее не обнаруживают. И. А. Станкевич (1948) приводит результаты макроскопических исследований, указывающих на преобладание по величине островка левого полушария над островком правого. Однако недостаточное количество объектов в перечисленных работах не позволяет сделать строгие видоспецифические выводы.

Современный интерес к асимметрии мозга возбудила в основном работа Гешвинда и Левицкого (Geschwind, Levitsky, 1968), которые показали существование асимметрии верхних поверхностей височных долей, а именно planum temporale. В результате исследования 100 образцов мозга человека они обнаружили, что в 65 % случаев planum temporale слева больше, чем справа, и только в 11 % случаев преобладает по величине правая височная плоскость. Авторы сочли возможным сделать вывод, что

наблюдаемые ими морфологические межполушарные различия достаточно велики для того, чтобы их можно было соотнести с речевой асимметрией. Галабурда и соавторы (Galaburda et al., 1978), полностью раскартировавшие цитоархитектонические области planum temporale, также пришли к выводу, что эта область больше в левом полушарии, чем в правом. Рубенс и соавторы (Rubens et al., 1976), исследовав мозг 36 человек, показали, что в 25 случаях правая сильвиева борозда изгибалась кверху дальше, чем левая, в остальных же 11 случаях эта разница была менее заметной.

Вада (Wada, 1969) наблюдал преобладание левой височной области в мозге новорожденных младенцев и даже у плодов человека. Поэтому очевидно, что увеличенный planum temporale не является результатом развития речевой деятельности. Наоборот, не исключено, что преобладание лингвистических способностей может иметь морфологическую основу. Уителсон и Палли (Witelson, Pallie, 1973) отметили, что у новорожденных право-левые морфологические различия височной плоскости по относительному размеру столь же велики, как и у взрослых людей. Они заметили, что анатомическая асимметрия в первые дни после рождения более заметна у девочек, чем у мальчиков.

Ле Мей (LeMay, 1976), используя несколько методов прижизненного определения асимметрии у человека, показала, что у большинства людей средняя церебральная артерия, повторяющая изгибы сильвиевой борозды, в правом полушарии имеет более резкий изгиб и большую высоту, чем в левом. У правшей левый височный полюс чаще шире, чем правый, тогда как лобная доля и центральная часть правого полушария часто оказываются шире, чем в левом полушарии. Ле Мей пыталась оценить также асимметрию мозга неандертальца. Исходя из особенностей черепа, она пришла к выводу, что у неандертальца паттерн асимметрии тот же, что и у современного человека (LeMay, 1976). Значит, полушарная доминантность могла существовать 30 000 лет назад.

Весьма перспективным является привлечение современных микроскопических методов для изучения межполушарной асимметрии. Методом компьютерной морфометрии, в частности, было показано, что в «речевоспринимающих» и «речедвигательных» полях 41, 42, 37, 44 и 45 левого полушария мозга человека степень пространственной организации (вертикальной упорядоченности нейронов III слоя) была достоверно выше, чем в гомологичных полях правого полушария (Кесарев, Борисенко, 1982).

Перейдем теперь к рассмотрению фактов, полученных на животных. Ле Мей (LeMay, 1976) показала, что у большинства обезьян (орангутанг, шимпанзе, горилла), как и у людей, правый конец сильвиевой борозды выше левого. Йени-Комшиан (Yeni-Komshian, 1976) отметил, что асимметрия сильвиевой борозды наблюдалась у 84 % людей, 80 % шимпанзе и 44% макак. Гроувз и Хамфри (Groves, Humphrey, 1973) показали, что левое полушарие черепа горилл длиннее, чем правое. Однако они связывают этот феномен с асимметрией жевательного аппарата.

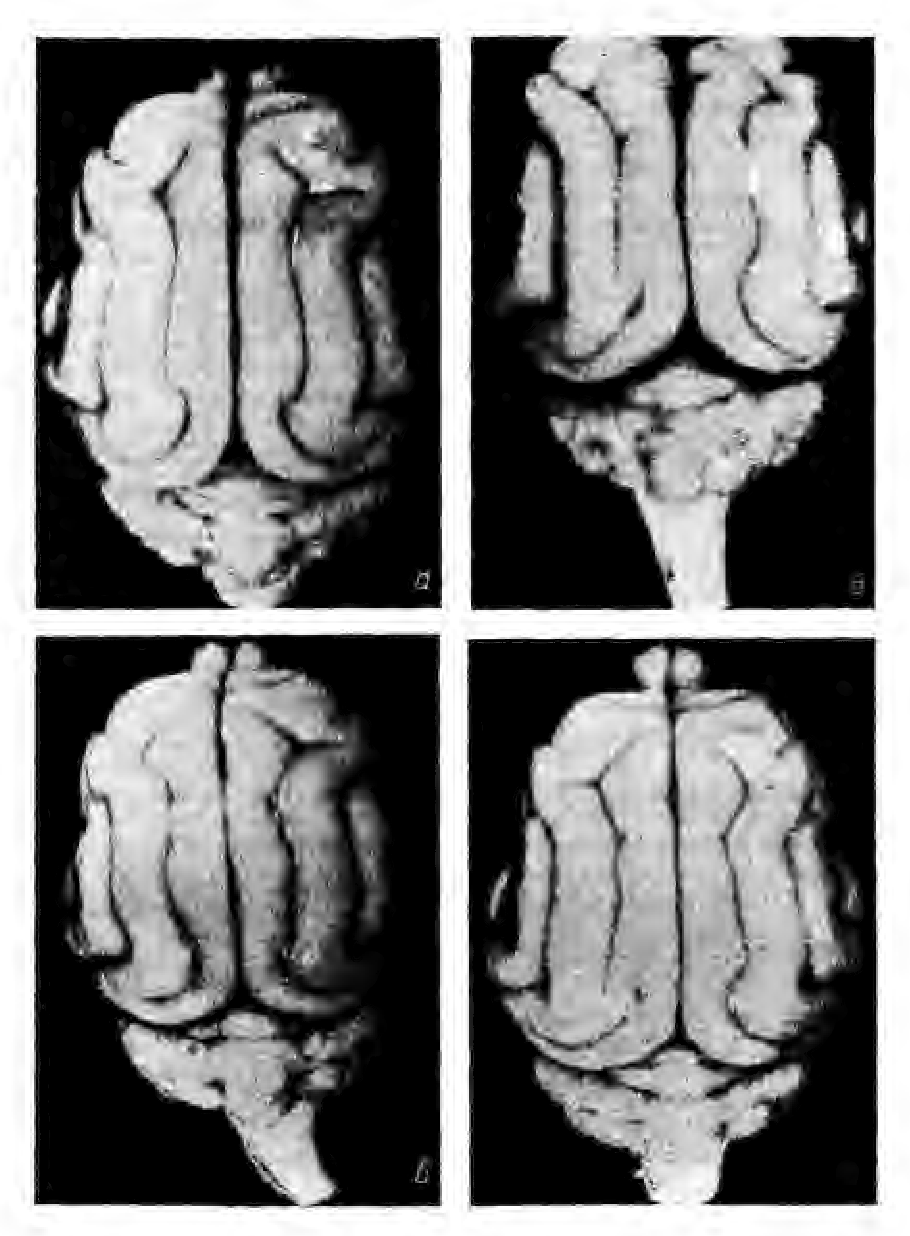


Рис. 66. Асимметрия мозга кошек (по: Webster, 1981).

а — асимметричный мозг с полушариями типа IV, но с посткруциатной ямкой только в правом полушарии; *б* — асимметричный мозг с левым полушарием типа II, а правым — типа I; *в* — асимметричный мозг с полушариями типа I (однако заметно, что заднелатеральная и супрасильвиевая борозды в левом полушарии параллельны друг другу, а в правом эти борозды соединяются); *г* — асимметричный мозг с левым полушарием типа IV, а правым типа I и с посткруциатной бороздой только в правом полушарии.

Вебстер (Webster, 1981) провел подробное исследование мозга 112 котов. Каждое полушарие квалифицировалось по типам паттернов борозд, описанных Отсука и Хасслером. Было показано, что 45 % животных могли быть квалифицированы как асимметричные по типу паттерна борозд, 22 % животных были асимметричными по характеру посткруциатной борозды. Наиболее существенно, что в паттерне одного типа наблюдалось достоверное преобладание правого полушария, а в паттерне другого типа — левого (рис. 66). Таким образом, полученные данные указывают на возможность видовой морфологической межполушарной асимметрии у кошек. Автору не удалось обнаружить какой-либо корреляции между предпочтением передней конечности у кошек и асимметрией мозга. Он предполагает, что такая корреляция может быть между церебральной асимметрией и асимметрией зрительных функций. На это указывают и наши данные о видовой асимметрии ВП в зрительной коре кошек в ответ на световую стимуляцию (Бианки, Филиппова, 1977).

Даулинг и соавторы (Dowling et al., 1982) измерили толщину коры взрослых самцов крыс в различных областях. Оказалось, что кора правого полушария была толще, чем левого, в лобной (поле 10) и теменной (поля 2, 2а, 4) областях, хотя эти данные не были статистически достоверными. Существенно, что достоверное преобладание толщины коры правого полушария наблюдалось в задних областях (поля 17, 18а и 19). У самок в отличие от самцов было отмечено преобладание толщины коры в левом полушарии во всех областях, но также недостоверное. Даулинг и соавторы предполагают, что относительно толстая кора создает бо́льшие возможности для интеграции сенсорной информации.

Резюмируя перечисленные данные, следует сказать, что для человека сам факт существования видоспецифической морфологической межполушарной асимметрии следует считать установленным. В отношении животных имеются лишь единичные указания на ее существование. Можно думать, что видовая функциональная асимметрия у животных не обязательно должна сопровождаться морфологической, особенно асимметрией макроскопических показателей. Если в дальнейшем будет доказана морфологическая асимметрия полушарий у животных, то это явится подтверждением положения об асимметричном функционировании больших полушарий головного мозга животных. Если же такие доказательства получены не будут, то это, с нашей точки зрения, не вступит в противоречие с вышеуказанным фундаментальным положением.

ЛАТЕРАЛИЗАЦИЯ ПРИНЦИПОВ ОБРАБОТКИ ИНФОРМАЦИИ

Исследования последнего времени показали, что правое и левое полушария животных в известной мере специализированы на обработке специфических характеристик или различных аспектов внешних раздражителей.

Анализ пространственных и временны́х характеристик раздражителя. Известно, что количественная оценка параметров всех физических раздражителей в принципе может быть сведена к измерению места и времени. Иначе говоря, любой раздражитель имеет прежде всего пространственные и временны́е характеристики.

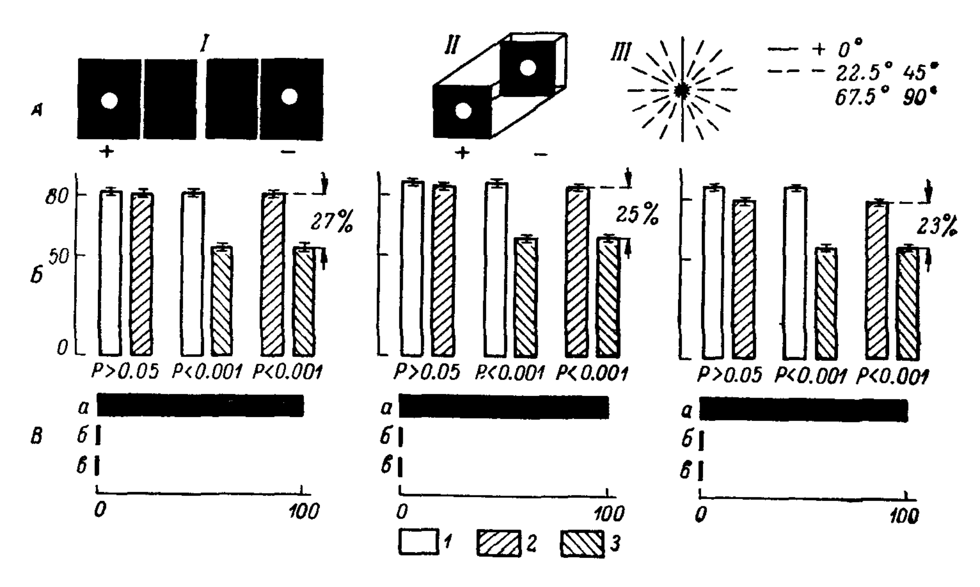


Рис. 67. Влияние выключения левого и правого полушарий на дифференцирование крысами местоположения точки на вертикальной (*I*) и горизонтальной (*II*) плоскостях и угла наклона линии (*III*).

А — использованные раздражители; *Б* — процент адекватных ответов (*ось ординат*) до (*1*) и после выключения левого (*2*) и правого (*3*) полушарий; *В* — процент животных (*ось абсцисс*) с доминированием правого (*а*) и левого (*б*) полушарий и амбилатеральных особей (*в*).

Положение о доминировании у людей правого полушария при выполнении сложных пространственных заданий принадлежит к числу наиболее фундаментально обоснованных (Kimura, Durnford, 1974). Эксперименты по изучению латерализации зрительно-пространственного различения проводились на крысах линии Вистар обоего пола по двигательно-пищевой методике. Сначала у животных вырабатывалось дифференцирование каких-либо раздражителей, а затем прослеживалось влияние на этот анализ выключения правого и левого полушарий с помощью распространяющейся депрессии (Бианки, 1980, 1982б, 1983б).

В одной из серий опытов изучалась роль левого и правого полушарий в дифференцировании местоположения точки на вертикальной плоскости. Полученные результаты показаны на рис. 67, *I*. Видно, что выключение левого полушария не приводило к каким-либо нарушениям выработанного анализа, в то время как инактивация правого вызывала достоверные нарушения дифферен-

цирования. Асимметрия была статистически высоко значимой ($P < 0.001$) и составляла в среднем 27 %. Правое полушарие доминировало у всех крыс, находящихся в эксперименте. Сходные факты были обнаружены при анализе местоположения светового пятна по глубине. Из рис. 67, *II* видно, что выключение левого полушария оказывалось неэффективным, а инактивация правого приводила к нарушению анализа. Правосторонняя асимметрия была достоверной ($P < 0.001$), в среднем равнялась 25 % и проявлялась у всех исследованных животных. В следующей серии опытов изучалась роль каждого полушария в анализе крысами наклона линии (рис. 67, *III*). В этом случае дифференцирование также нарушалось после выключения правого полушария и оставалось на исходном уровне после инактивации левого. Правосторонняя асимметрия достигала в среднем 23 % ($P < 0.001$). Во всех приведенных выше случаях имелась абсолютная специализация правого полушария, так как выявить роль левого полушария при данных условиях не удавалось. Однако при предъявлении других тестов доминирование правого полушария было относительным.

Эксперименты, в которых вырабатывалось дифференцирование геометрической формы фигур, показали, что выключение левого полушария вызывало относительно слабое нарушение анализа, в то время как после инактивации правого полушария наступали более глубокие изменения. Правосторонняя асимметрия была достоверной ($P < 0.001$) и наблюдалась у 81 % животных. Выключение левого и правого полушарий при дифференцировании ориентации одних и тех же фигур также выявило правостороннюю асимметрию ($P < 0.01$), которая наблюдалась у 92 % исследованных крыс. Та же закономерность была обнаружена и при анализе величины геометрических фигур. Дифференцирование нарушалось в большей степени в результате выключения правого полушария, чем левого ($P < 0.001$). Правосторонняя асимметрия была выявлена у 76 % животных. В других опытах было показано доминирование правого полушария при анализе шахматных паттернов ($P < 0.05$) и текстурного изображения геометрической фигуры ($P < 0.01$).

Описанные выше опыты приводят к заключению о том, что у животных в анализе пространственных факторов среды доминирует правое полушарие. Аналогичный вывод позже сделал Дененберг (Denenberg, 1981) на основании изучения поведения крыс в тесте «открытого поля».

Существенный интерес представляет сравнение данных, полученных при обследовании людей, с результатами изучения животных. Использование нами в экспериментах на крысах тех же тестов, которые применяли Кимура и Дурнфорд (Kimura, Durnford, 1974), дает редкую возможность провести не только качественное, но и количественное сравнение латерализации у животных и человека. Сопоставление данных соответствующих тестов позволило отметить тенденцию к более сильной выраженности асимметрии

у животных: доминирование правого полушария у животных проявлялось в большем количестве задач на пространственное различение, чем у человека, и имело несколько большую величину.

Перейдем теперь к рассмотрению временно́го анализа. В первой серии опытов крысы должны были дифференцировать время

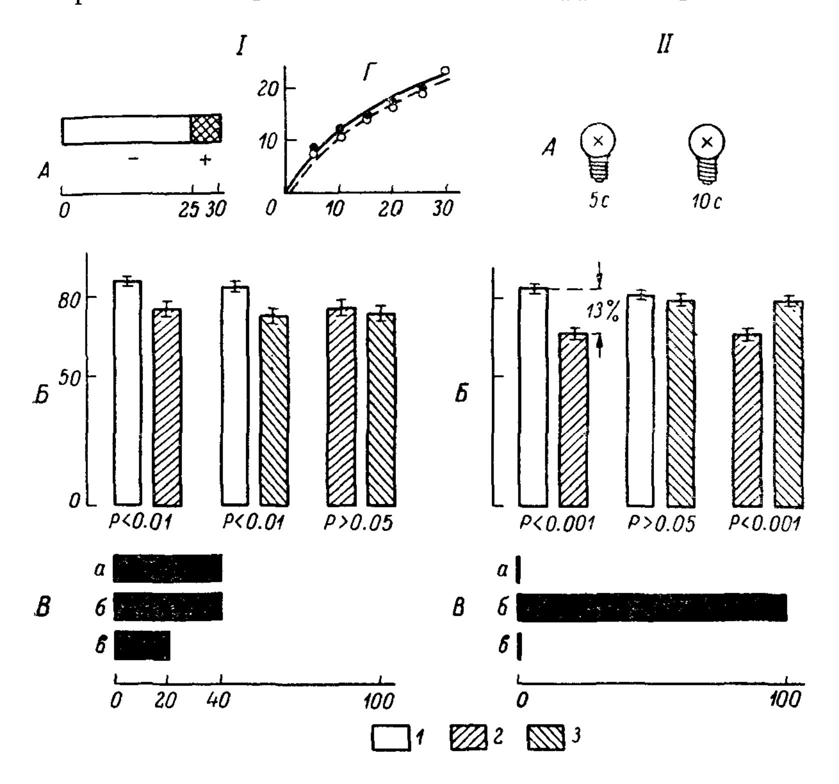


Рис. 68. Влияние выключения левого и правого полушарий на дифференцирование крысами 30-секундных отрезков так называемого чистого времени (*I*) и длительности действия наличного светового раздражителя (*II*).

Г — распределение межсигнальных реакций внутри 30-секундного отрезка времени при выключении левого (*сплошная линия*) и правого (*пунктирная линия*) полушарий (*по оси абсцисс* — время, с; *по оси ординат* — количество межсигнальных реакций). *Остальные обозначения* как на рис. 67.

действия одного и того же наличного раздражителя — электрической лампочки (Бианки, 1982б, 1983б). Включение ее на 5 с или на 10 с сигнализировало инструментально-пищевую реакцию, направленную соответственно на правую или левую дверь. На рис. 68 приведены результаты этих опытов. Оказалось, что выключение левого полушария приводило к ухудшению анализа времени, тогда как инактивация правого была совершенно неэффективной. Левосторонняя асимметрия ($P < 0.001$) составляла в среднем 13 % и выявлялась у всех подопытных животных.

Столь же демонстративные результаты дало изучение условного рефлекса на время. У крыс вырабатывали двигательно-пищевой рефлекс на зажигание электрической лампочки. Интервал между стимулами составлял 2 мин. Показателем условного рефлекса на время являлась динамика межсигнальных реакций. Оказалось, что количество межсигнальных реакций постепенно увеличивалось к моменту действия условного раздражителя при совместной работе обоих полушарий и при изолированной деятельности левого полушария, тогда как при функционировании правого полушария, напротив, уменьшалось. В результате во второй половине межсигнального интервала возникала левосторонняя полушарная асимметрия ($P < 0.01$). Отмеченное направление межполушарной асимметрии наблюдалось у всех исследованных животных.

Описанные выше опыты позволили, таким образом, установить наличие межполушарной асимметрии при анализе некоторых пространственных характеристик стимулов, а также при анализе времени. В общей форме проведенные эксперименты указывают на то, что у животных, как и у человека, левое полушарие специализировано главным образом на анализе временны́х, а правое — пространственных факторов внешней среды.

Одновременная и последовательная обработка информации. Для изучения латерализации этого принципа восприятия были разработаны две экспериментальные модели (Бианки, 1981). Первая модель заключалась в том, что крысы обучались дифференцировать два каких-либо раздражителя: в одном случае это были трехчленные одновременные комплексы геометрических фигур, в другом трехчленные цепи тех же фигур (Бианки, 1981, 1982в). При этом раздражители каждой пары могли предъявляться либо одновременно, либо последовательно. После упрочения анализа производилось выключение каждого полушария с помощью распространяющейся депрессии.

В случае одновременного предъявления того или иного вида комплекса оба раздражителя одновременно экспонировались на обе дверцы при случайном варьировании стороны предъявления. Крыса должна была головой отклонить дверцу с положительным раздражителем. При последовательном предъявлении комплексов они экспонировались последовательно на одну дверцу; предъявление отрицательного комплекса не подкреплялось. Результаты экспериментов представлены на рис. 69. Видно, что анализ одновременных комплексов при одновременном предъявлении нарушался в большей степени при выключении правого полушария ($P < 0.001$) (рис. 69, *I*). Правополушарная асимметрия наблюдалась у всех исследованных животных. При одновременном предъявлении цепных комплексов зрительных раздражителей были получены аналогичные результаты: у большинства животных доминировало правое полушарие ($P < 0.001$) (рис. 69, *II*).

Противоположные результаты были получены в экспериментах с последовательным предъявлением. Было показано (рис. 69,

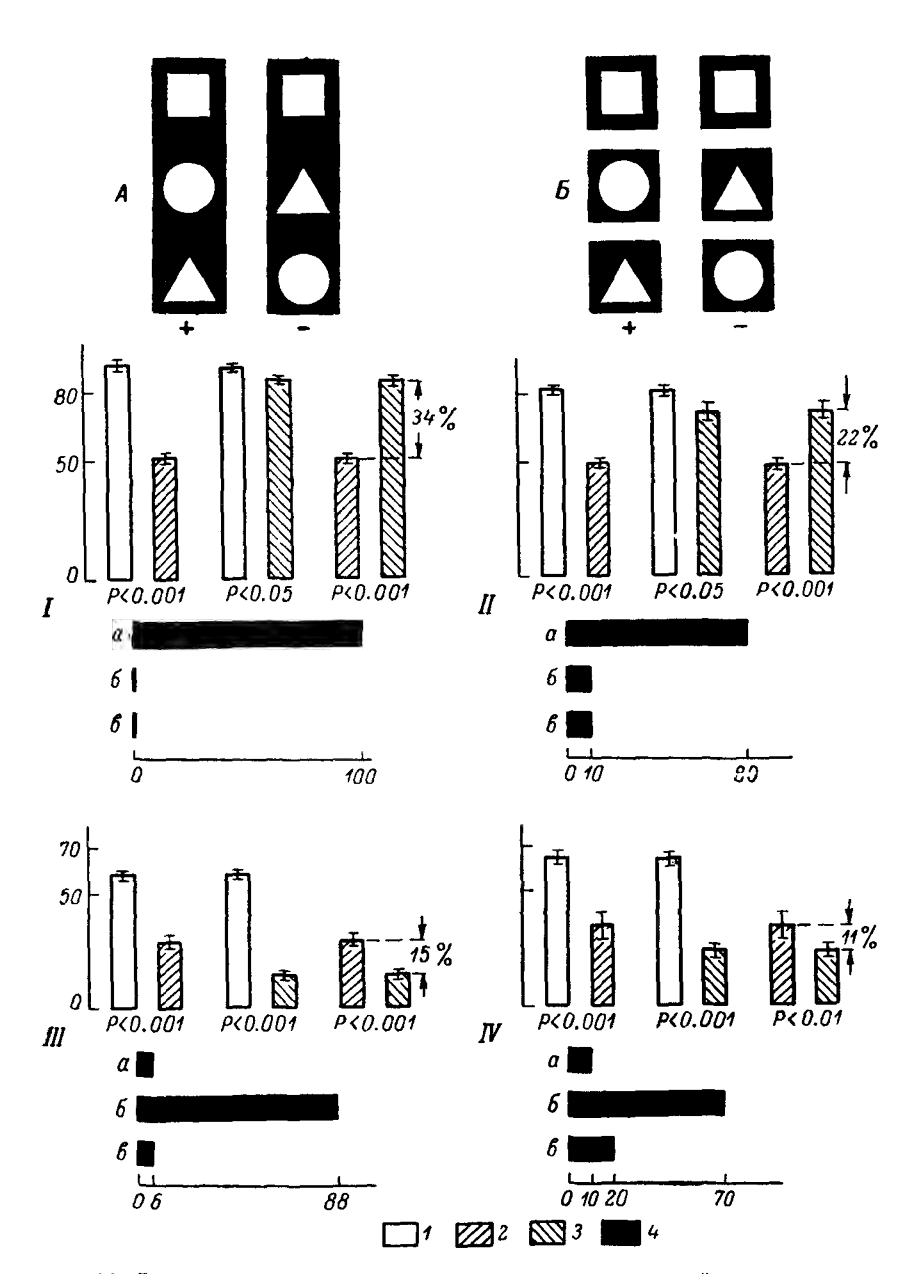


Рис. 69. Влияние выключения левого и правого полушарий на анализ крысами одновременных и цепных комплексов зрительных раздражителей при их одновременном и последовательном предъявлении.

А — одновременные комплексы раздражителей; *Б* — цепные раздражители. *I* — анализ одновременных комплексов; *II* — анализ цепных раздражителей при их одновременном предъявлении; *III* — анализ одновременных комплексов; *IV* — анализ цепных раздражителей при их последовательном предъявлении. *1* — уровень анализа (% адекватных ответов) до выключения, *2* — после выключения правого, *3* — после выключения левого полушария; *4* — процент животных с доминированием правого (*а*), левого (*б*) полушарий и амбилатеральных особей (*в*).

III), что в случае последовательного предъявления одновременных комплексов зрительных сигналов в их анализе доминировало левое полушарие ($P < 0.001$). Указанная асимметрия наблюдалась у большинства животных. То же направление межполушарных различий отмечалось при последовательном предъявлении цепных комплексных раздражителей: их анализ нарушался в большей степени при выключении левого полушария, чем правого ($P < 0.01$) (рис. 69, *IV*). Особи с левополушарным доминированием преобладали среди исследованной популяции.

Представленные данные, таким образом, показали, что доминирование одного из полушарий в анализе как одновременных, так и цепных зрительных раздражителей определяется в первую очередь способом их предъявления: в случае одновременного предъявления доминирует правое полушарие, а в случае последовательного — левое. Из этого следует, что правое полушарие животных специализировано на одновременной (параллельной) обработке информации, а левое — на ее последовательном анализе. Естественно, что такая специализация не является абсолютной, речь идет лишь о преимущественной роли каждого полушария в специфической обработке.

В другой серии опытов изучалось время опознания зрительных раздражителей в условиях выключения правого и левого полушария у линии крыс Вистар (Бианки, 1982в, 1983б). После упрочения анализа геометрических фигур производились тестирующие опыты, в которых длительность экспозиции анализируемых сигналов постепенно уменьшалась. Оказалось, что время опознания раздражителей правым полушарием было меньше такового для левого полушария ($P < 0.01$). По-видимому, это связано с последовательным перебором признаков сигналов в левом полушарии и их одновременным анализом в правом.

В целом из приведенных выше фактов вытекает, что в правом полушарии животных локализован преимущественно параллельный процессор обработки информации, а в левом последовательный процессор.

Восприятие конкретных и абстрактных признаков раздражителей. Реагируя на раздражители внешней среды, животные всегда в той или иной мере оценивают их конкретные признаки, т. е. свойства, непременно присущие данному предмету, и абстрактные признаки, т. е. характеристики, обнаруживающиеся при сопоставлении нескольких предметов. Можно было предполагать, что конкретные и абстрактные аспекты восприятия латерализованы у животных в различных полушариях. В целях изучения этого предположения были использованы специальные экспериментальные модели (Бианки, 1982а, 1983б). Опыты проводились на крысах линии Вистар по двигательно-пищевой методике условных рефлексов с одновременным предъявлением двух стимулов. Временная инактивация коры правого или левого полушария достигалась при помощи распространяющейся депрессии.

В первой серии опытов исследовались рефлексы на отношение площадей геометрических фигур. Основными раздражителями служили фигуры с соотношением 2 : 1. Большая фигура всегда

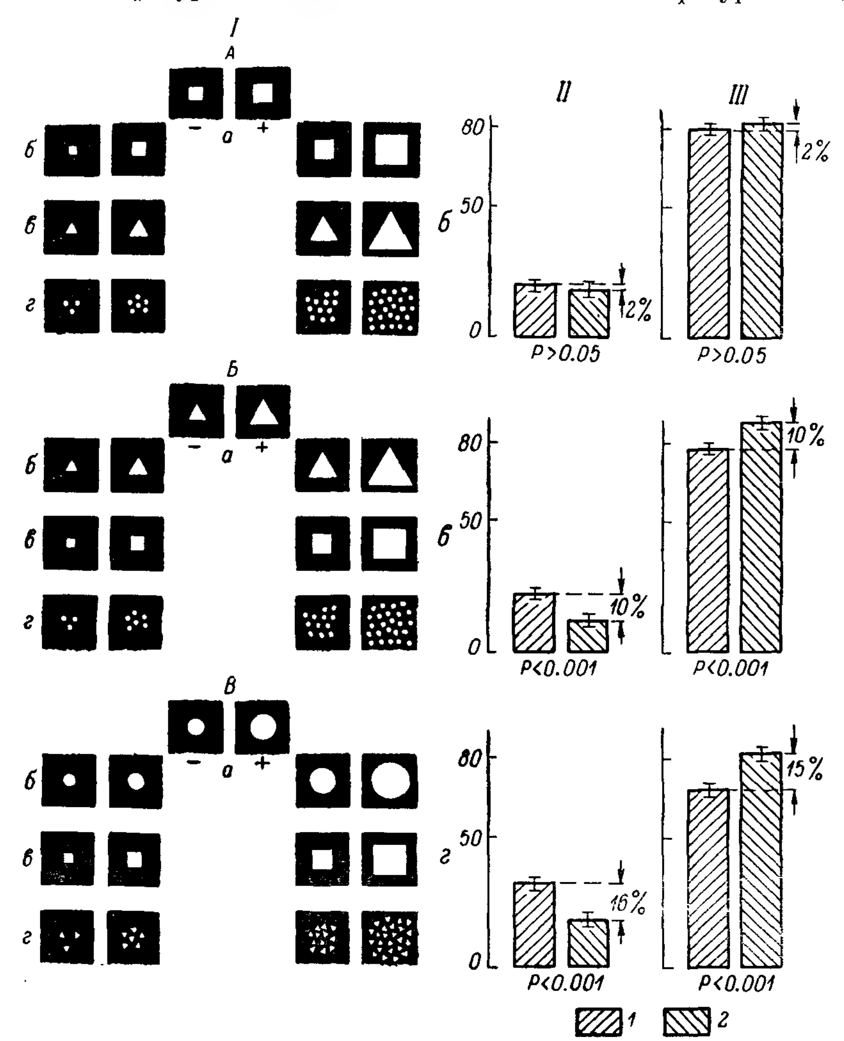


Рис. 70. Влияние выключения левого и правого полушарий у крыс на рефлексы на отношение площадей геометрических фигур.

I — использованные раздражители (*А*, *Б*, *В* — варианты наборов фигур: *а* — основные фигуры, *б*, *в*, *г* — тестирующие); *II* — влияние выключения левого (*1*) и правого (*2*) полушарий на анализ конкретных признаков, *III* — абстрактных признаков (*по оси ординат* — адекватные ответы, %).

служила положительным сигналом, а малая отрицательным. В качестве тестирующих агентов применялись стимулы другого абсолютного размера, но с тем же соотношением площадей. Ими служили: одиночные фигуры той же геометрической формы, что

и основные; одиночные фигуры другой геометрической формы; множества геометрических фигур (рис. 70, *I*).

За показатель анализа абсолютных (конкретных) признаков раздражителей принимался выбор из тестирующей пары большого основного стимула или равной ему по площади другой геометрической фигуры или множества. Показателем анализа относительных (абстрактных) признаков служил выбор бóльшего стимула в паре.

На рис. 70, *II*, *III* видно, что достоверная межполушарная асимметрия была выявлена только при дифференцировании абсолютных и относительных признаков фигур другой формы, отличной от основных раздражителей, или множества геометрических фигур. В этих случаях анализ абсолютных признаков сигналов в большей степени нарушался после выключения правого полушария ($P < 0.001$), а относительных левого ($P < 0.001$).

Сходные результаты были получены при изучении рефлексов на отношение длин отрезков прямой в условиях варьирования трудности задачи. При предъявлении тестирующих раздражителей, относительно сильно различающихся по длине, не удалось выявить достоверного преобладания функции какого-либо полушария. Усложнение теста с использованием раздражителей, в наименьшей мере отличающихся друг от друга (отношение 1 : 1.25), позволило обнаружить латерализацию дифференцирования относительных признаков. Выключение левого полушария вызывало более глубокие нарушения, чем правого ($P < 0.001$).

В качестве второй модели для изучения латерализации анализа конкретных и абстрактных признаков раздражителей был взят феномен переноса условных рефлексов. Основными раздражителями служили геометрические фигуры с соотношением площадей 2 : 1, тестирующими — другие геометрические фигуры той же площади или множества фигур. Оказалось, что в анализе величины основных геометрических фигур главную роль играет правое полушарие ($P < 0.001$). Однако перенос анализа на раздражители другой фóрмы или на множество раздражителей какой-либо третьей формы в большей степени страдал после инактивации левого полушария ($P < 0.05$). Таким образом, эти опыты также свидетельствуют о правополушарной латерализации анализа абсолютных признаков сигналов и левополушарной при анализе относительных признаков.

В качестве третьей модели изучения латерализации анализа конкретных и абстрактных признаков раздражителей было взято инвариантное опознание зрительных раздражителей. В качестве тестирующих агентов использовались основные стимулы, но преобразованные по одному из признаков (величине, заполнению, контрасту, фону, повороту на 45 °), их зеркальное преобразование, а также предъявление элементов фигур. Выбор преобразованной положительной фигуры принимался за показатель инвариантного, обобщенного распознавания. Отсутствие же ее выбора оценивалось как показатель реакции на конкретные варианты. Опыты

показали, что латерализацию инвариантного распознавания удалось обнаружить только при определенных видах преобразований: по фону, по повороту, по элементу. В этом случае в осуществлении анализа доминировало левое полушарие ($P < 0.05-0.001$). В остальных случаях наблюдалась лишь индивидуальная асимметрия.

Условные рефлексы на отношение раздражителей, феномен переноса условных рефлексов, инвариантное распознавание изображений у животных могут в известной мере рассматриваться как тесты на анализ абсолютных и относительных признаков раздражителей, конкретных и абстрактных свойств сигналов. Полученные данные показывают, что у животных, так же как и у человека, анализ конкретных характеристик стимула связан главным образом с правым полушарием, а абстрактных — с левым. Такая картина наблюдается, несмотря на отсутствие у животных речи.

Индуктивная и дедуктивная обработка информации. Под индукцией, как известно, понимается способ рассуждения от частного к общему, от фактов к обобщениям, а под дедукцией — способ рассуждения от общего к частному, от общих положений к частным выводам. По нашему мнению, индукцию и дедукцию можно рассматривать как определенную последовательность во времени анализа и синтеза. Накопленный нами в ходе изучения функциональной специализации полушарий экспериментальный материал позволил сделать предположение о латерализации индуктивных и дедуктивных процессов в коре больших полушарий мозга животных. При этом вслед за И. П. Павловым мы различали процессы первичного и вторичного анализа и синтеза, понимая под ними соответственно анализ и синтез в начале образования условного рефлекса и после его упрочения. Для решения поставленной задачи были избраны несколько экспериментальных моделей аналитико-синтетической деятельности (Бианки, 1983а, 1983б). Эксперименты проводились на крысах линии Вистар по двигательно-пищевой и электрооборонительной методике в сочетании с выключением коры больших полушарий с помощью распространяющейся депрессии.

В первой серии опытов исследовались генерализация и специализация условного рефлекса на экспонирование геометрической фигуры при использовании в качестве тестирующих агентов геометрических фигур той же формы, но меньшей площади, либо другой величины и формы. Оказалось, что при небольшом количестве сочетаний условного рефлекса генерализация была достоверно более сильно выражена в правом полушарии, а специализация в левом ($P < 0.05$ или $P < 0.001$). При упрочении реакции обнаруживалась симметрия генерализации и специализации в обоих полушариях ($P > 0.05$). Таким образом, эксперименты показали, что генерализация, или первичный синтез, латерализована преимущественно в правом полушарии, а специализация, или первичный анализ, в левом.

Одним из примеров вторичного условнорефлекторного синтеза может служить динамический стереотип. Нами изучалась латерализация синтетических процессов путем тестирования реакций на отдельные раздражители стереотипа. Опыты показали, что достоверно более глубокие нарушения наблюдались после выключения левого полушария ($P < 0.05$), т. е. в осуществлении динамического стереотипа доминировало левое полушарие.

В качестве другого примера синтезирования зрительного образа применялась серия фрагментарных картинок, последовательно приближающихся к основной (испытание способности к «гештальту»). В наших экспериментах у животных вырабатывалось простое дифференцирование изображения слона от квадрата, а затем экстренно предъявлялись промежуточные фрагменты фигуры — сначала более похожие на квадрат, а потом на слона. Показателем вторичного анализа считалось реагирование на более отдаленную фрагментарную фигуру как на положительную, основную, а вторичного анализа на менее отдаленную. Полученные результаты показали, что при функционировании левого полушария процент положительных реакций на первые три постепенно приближающихся фрагмента, как на изображения слона, был выше, чем при функционировании правого ($P < 0.05$). Однако при экспонировании наиболее близкого к основному фрагментарного изображения наблюдалась функциональная симметрия ($P > 0.05$). Приведенные данные, как и результаты предыдущей серии экспериментов, указывают на преимущественную латерализацию процессов вторичного синтеза в левом полушарии, а вторичного анализа в правом.

Латерализацию первичного и вторичного анализа и синтеза можно проследить на модели условных рефлексов на одновременный комплекс раздражителей. Известно, что в начале образования условного рефлекса на комплекс вследствие генерализации сигнальное значение приобретают и отдельные его компоненты. Однако при длительном применении комплекса реакция на компоненты угасает, тогда как рефлекс на комплекс остается без изменений. Происходит так называемое слияние компонентов в комплекс, которое рассматривается как показатель синтеза.

Результаты, полученные в этой серии опытов, представлены на рис. 71. Видно, что в правом полушарии рефлекс на комплекс вырабатывался быстрее, чем в левом, и являлся более прочным ($P < 0.01$) (рис. 71, *II*). Эти данные указывают на преимущественную латерализацию первичного синтеза в правом полушарии, а первичного анализа в левом. К такому же выводу приводит и сопоставление реакций у животных на отдельные компоненты (рис. 71, *III*). Для вторичного анализа и синтеза наблюдалось обратное соотношение. Из сопоставления графиков *V* и *VII* следует, что вторичный анализ выявляется только в правом полушарии, левое же полушарие вовсе не дифференцирует комплекс и компоненты. Таким образом, приведенные данные в соответствии с изложенным выше свидетельствуют о преимущественной латера-

лизации первичного анализа и вторичного синтеза в левом полушарии, а первичного синтеза и вторичного анализа — в правом.

Латерализацию процессов первичного синтеза в правом полушарии, а первичного анализа в левом подтверждает и динамика

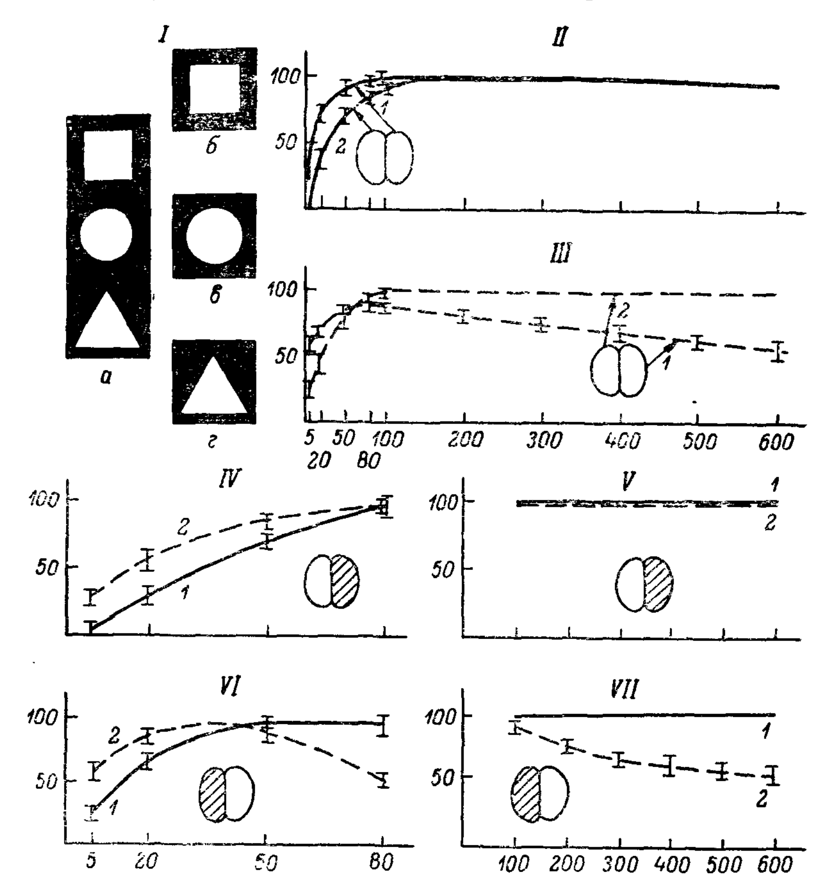


Рис. 71. Латерализация условного рефлекса на комплекс раздражителей у крыс.

I — использованные раздражители (*а* — одновременный комплекс, *б*, *в*, *г* — его компоненты); *II* — динамика образования условного рефлекса на комплекс в правом (*1*) и левом (*2*) полушариях; *III* — динамика реакций на компоненты в правом (*1*) и левом (*2*) полушариях; *IV*, *V* — динамика реакций на комплекс (*1*) и компоненты (*2*) в левом полушарии при небольшом (*IV*) и большом (*V*) количестве сочетаний; *VI*, *VII* — то же в правом полушарии при небольшом (*VI*) и большом (*VII*) количестве сочетаний. *По оси абсцисс* — число сочетаний; *по оси ординат* — процент адекватных ответов.

образования условного рефлекса. Как было описано выше, выработка электрооборонительного условного рефлекса активного избегания в челночной камере проходит две стадии: непрочный условный рефлекс преимущественно латерализован в правом полушарии, а прочный в левом.

Приведенный экспериментальный материал, полученный при изучении у животных латерализации таких фундаментальных процессов ВНД, как кортикальный анализ и синтез, однозначно показал, что в левом полушарии преимущественно латерализуется первичный анализ и вторичный синтез, а в правом — первичный синтез и вторичный анализ. Как указывалось выше, мы рассматривали индукцию и дедукцию как определенную последовательность во времени анализа и синтеза. В этом смысле на основании полученных результатов можно говорить о том, что левое полушарие животных преимущественно обрабатывает информацию по принципу индукции (от частного к общему), а правое отражает среду по принципу дедукции (от общего к частному). Индукция и дедукция неразрывно связаны между собой и являются по существу двумя противоположными по направлению сторонами единого процесса отражения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный теоретический и экспериментальный материал в общей форме можно резюмировать следующим образом.

В настоящее время считается общепризнанным, что латеральная специализация больших полушарий головного мозга является одной из основных психофизиологических характеристик человека. Принято считать, что левое полушарие у людей специализируется на вербально-символических функциях, а правое — на пространственно-синтетических. Обычно различают следующие основные лево-правые дихотомии: вербальное—невербальное, время—пространство, анализ—синтез, последовательное и одновременное, а также абстрактное и конкретное восприятие. Существенно, что латеральная специализация больших полушарий головного мозга до самого последнего времени рассматривалась как уникальная особенность мозга человека, как качественный скачок в эволюции позвоночных, возникший главным образом под влиянием речевой деятельности. Приведенный выше экспериментальный материал однозначно свидетельствует о существовании функциональной специализации больших полушарий головного мозга, или видовой межполушарной асимметрии, у животных. Так, у кошек было обнаружено доминирование в зависимости от условий правого или левого полушария по величине ВП. У крыс при обучении удалось выявить определенную закономерность динамизма латерализации, подчиняющуюся правилу право-левого смещения: при непрочном условном рефлексе доминировало правое полушарие, а после его упрочения левое. Такая картина наблюдалась не только при образовании простого условного рефлекса, но в известной мере и при обучении экстраполяции, при вероятностном обучении, при инвариантном распознавании гласных звуков. При исследовании эмоций, как правило, более эмоциональным оказывалось правое полушарие; в отдельных случаях удалось установить доминирование правого полушария в контроле отно-

сительно сильных эмоций, а левого — более слабых. Преобладающую роль в помехоустойчивости зрительной системы также играло правое полушарие, в то время как моторный контроль осуществлялся преимущественно с помощью левого полушария. У гибридных мышей, а также у кошек было обнаружено предпочтение правой передней конечности. Наконец, у канареек левое полушарие доминировало в осуществлении моторного контроля вокализации.

Изучение принципов обработки информации показало, что у крыс при анализе пространственных раздражителей доминировало правое полушарие, а временны́х — левое. Правое полушарие осуществляет преимущественно одновременную обработку информации, а левое последовательную. Абсолютные признаки раздражителей обрабатываются главным образом правым полушарием, а относительные левым. Наконец, было показано, что правое полушарие доминирует при дедуктивной, а левое при индуктивной обработке информации.

Установленные факты позволяют заключить, что функциональная специализация полушарий не является специфической человеческой закономерностью, а принадлежит к числу общих свойств мозга, характерных по крайней мере для высших позвоночных животных. При своем возникновении в эволюции человека речь, по-видимому, первоначально лишь использовала, а затем развила и качественно преобразовала уже имеющуюся у животных функциональную межполушарную асимметрию.

ЛИТЕРАТУРА

Бакалкин Г. Я., Ярыгин К. Н., Трушина Е. Д., Титов М. И., Смирнов В. Н., Чазов Е. И. Предпочтительное развитие флексии левой или правой задней конечности под действием соответственно метионин-энкефалина и лейцин-энкефалина. — ДАН СССР, 1980, т. 252, с. 762—765.

Бакалкин Г. Я., Ярыгин К. Н., Кобылянский А. Г., Самовилова Н. Н., Клементьев Б. И., Вартанян Г. А., Смирнов В. Н., Чазов Е. И. Индукция асимметрии позы факторами правого и левого полушарий. — ДАН СССР, 1981, т. 260, с. 1271—1275.

Балонов Л. Я., Деглин В. Л. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий. Л., 1976. 218 с.

Бару А. В. Слуховые центры и опознание слуховых сигналов. Л., 1978. 191 с.

Батурин В. А., Обухова Т. И. Различия значимости левого и правого стриатума для исполнения сложной оборонительной реакции крысами. — Рукопись депонирована в ВИНИТИ 6 дек. 1983 г., № 6598-83.

Бианки В. Л. Функциональная межполушарная асимметрия и ее свойства. — Вестн. ЛГУ, 1976, № 3, с. 70—78.

Бианки В. Л. Индивидуальная и видовая межполушарная асимметрия у животных. — Журн. высш. нерв. деят., 1979, т. 29, с. 295—304.

Бианки В. Л. Обзор: Латеральная специализация мозга животных. — Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, с. 1593—1607.

Бианки В. Л. Специализация полушарий у животных на одновременном и последовательном анализе. — ДАН СССР, 1981, т. 261, с. 224—226.

Бианки В. Л. Анализ конкретных и абстрактных признаков как функции разных полушарий у белых крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1982а, т. 32, с. 54—61.

Бианки В. Л. О принципах обработки информации большими полушариями головного мозга животиых. — Вестн. ЛГУ, 1982б, № 9, с. 53—62.

Бианки В. Л. Параллельная и последовательная обработка информации у животных как функции разных полушарий. — Физиол. журн. СССР, 1982в, т. 68, с. 723—727.
Бианки В. Л. Индукция и дедукция как функции разных полушарий. — Физиол. журн. СССР, 1983а, т. 69, с. 597—605.
Бианки В. Л. Факторы латерализации мозга позвоночных. — Физиол. журн. СССР, 1983б, т. 69, с. 865—875.
Бианки В. Л. Право-левое смещение условного рефлекса. — В кн.: 27-е Совещание по пробл. высш. нерв. деят. Л., 1984, с. 129.
Бианки В. Л. Асимметрия мозга животных. Л., 1985. 294 с.
Бианки В. Л., Абдуахадов А. С. Межполушарные взаимоотношения в зрительной коре кошек при односторонней поляризации вторичной зрительной области. — Физиол. журн. СССР, 1975, т. 61, с. 1281—1295.
Бианки В. Л., Божко Г. Т., Харитонов Е. В., Шрамм В. А. Асимметрия взаимодействия транскаллозального и таламокортикального потоков в сенсомоторной коре. — Физиол. журн. СССР, 1984, т. 70, с. 1301—1310.
Бианки В. Л., Кайданов Л. З., Новиков С. Н. Генетический анализ правшества и левшества у домовой мыши. — Журн. высш. нерв. деят., 1979, т. 29, с. 1239—1247.
Бианки В. Л., Макарова И. А., Курочкин В. А. Межполушарная асимметрия ассоциативных ответов в теменной коре кошки. — Физиол. журн. СССР, 1982, т. 68, с. 729—737.
Бианки В. Л., Удалова Г. П. Билатеральные механизмы помехоустойчивости в стриарной коре. — Журн. высш. нерв. деят., 1975, т. 25, с. 808—816.
Бианки В. Л., Удалова Г. П. Билатеральные механизмы помехоустойчивости в парастриарной коре. — Журн. высш. нерв. деят., 1976, т. 26, с. 1058—1065.
Бианки В. Л., Удалова Г. П. Латерализация полушарного контроля помехоустойчивости. — Физиол. журн. СССР, 1983, т. 69, с. 727—738.
Бианки В. Л., Филиппова Е. Б. О специализации полушарий у животных. — ДАН СССР, 1977, т. 273, с. 231—233.
Бианки В. Л., Филиппова Е. Б. Латерализация экстраполяционного рефлекса у крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1982, т. 32, с. 1104—1108.
Бианки В. Л., Филиппова Е. Б. Межполушарная асимметрия и двигательная активность у грызунов. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 24, с. 1093—1099.
Бианки В. Л., Филиппова Е. Б., Мурик С. Э. Межполушарная асимметрия эмоционального резонанса у крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1985, т. 25, с. 261—266.
Бианки В. Л., Шрамм В. А. Асимметрия внутри- и межполушарных потоков возбуждения. — Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, с. 1608—1616.
Блинков С. М. Вариабельность строения коры большого мозга. Височная доля. Верхняя височная область взрослого человека. — Тр. Ин-та мозга. М., 1940, вып. 5, с. 159—198.
Глумов Г. М. Асимметрия двигательной функции передних конечностей у кошек. — Физиол. журн. СССР, 1984, т. 70, с. 1332—1337.
Дутов А. А., Анохов С. С. Нейрофизиологическая и фармакологическая характеристика скрытой межкаудатной асимметрии у кошек. — Физиол. журн. СССР, 1983, т. 59, с. 322—325.
Кесарев В. С., Борисенко О. К проблеме структурных основ межполушарного взаимодействия. — В кн.: Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси, 1982, с. 155.
Кок Е. П. Зрительные агнозии. Л., 1967. 224 с.
Кононова Е. П. Вариабельность строения коры большого мозга. Нижняя фронтальная извилина у взрослого человека. — Тр. Ин-та мозга. М., 1935, вып. 1, с. 49—116.
Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977. 271 с.
Маркель А. Л. К оценке основных характеристик поведения крыс в тесте «открытого поля». — Журн. высш. нерв. деят., 1981, т. 31, с. 301—307.

Меерсон Я. А. О роли височных долей в механизмах зрительного узнавания. — Журн. невропатол. и психиатр., 1975, т. 75, с. 1000—1006.
Мчедлишвили Г. М., Варазашвили М. Н. Асимметричное распределение эритроцитов из аорты между передними конечностями. — В кн.: Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси, 1982, с. 186.
Преображенская Н. С. Постнатальное развитие затылочной области мозга человека. — Тр. Ин-та мозга. М., 1948, вып. 6, с. 44—76.
Русинов В. С. Доминанта. М., 1969. 231 с.
Симонов П. В. Эмоциональный мозг. М., 1981. 216 с.
Станкевич И. А. Развитие инсулярной (островковой) области мозга человека в постнатальном периоде. — Тр. Ин-та мозга. М., 1948, вып. 6, с. 130—150.
Толкунов Б. Ф., Артемова В. В. Асимметрия вызванных потенциалов в зрительной коре обезьяны (*Macaca fascicularis*) во время выработки инструментального рефлекса. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1983, т. 19, с. 468—474.
Удалова Г. П. Помехоустойчивость зрительной коры кошек при раздражении световыми вспышками со случайным распределением мощностей. — Журн. высш. нерв. деят., 1977, т. 27, с. 864—867.
Удалова Г. П., Михеев В. В. Роль функциональной межполушарной асимметрии в формировании предпочтения направления движения у крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1982, т. 32, с. 633—641.
Черноситов А. В., Морозова Р. Ф. Влияние ингибитора моноаминоксидазы на уровень судорожной готовности и функциональную асимметрию мозга. — Журн. высш. нерв. деят., 1980, т. 30, с. 157—164.
Филиппова Е. Б. Функциональная межполушарная асимметрия вызванных потенциалов в зрительной коре кошки: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1978. 22 с.
Филиппова Е. Б. Характеристика эмоциональной реактивности и исследовательского поведения у крыс при выключении правого и левого полушария. — В кн.: Материалы V Всесоюз. конф. по физиологии вегет. нерв. сист. Ереван, 1982а, с. 332.
Филиппова Е. Б. Влияние фенамина и галоперидола на выраженность межполушарной асимметрии. — В кн.: Взаимоотношения полушарий мозга. Тбилиси, 1982б, с. 58.
Andrew R. J. Lateralization of emotional and cognitive function in higher vertebrates, with special reference to the domestic chick. — In: Adv. Vertebr. Neuroethol. Proc. NATO Adv. Study Inst. Kassel, Aug. 13—24, 1981, New York; London, 1983, p. 447—509.
Bigun H. B., Dustman R. E., Beck E. C. Visual and somatosensory evoked responses from mongoloid and normal children. — EEG and Clin. Neurophysiol., 1970, vol. 28, p. 576—585.
Broca P. Perte la parole: ramolissement chronique et destruction partielle du lobe antérieure gauche du cerveau. — Bull. Soc. Anthrop., Paris, 1861, t. 2, p. 235—238.
Bureš J., Burešová O. (*Буреш Я., Бурешова О.*) Применение корковой распространяющейся депрессии при исследовании условных рефлексов. — В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, с. 322—340.
Campbell R. The lateralization of emotion: A critical review. — Intern. J. Psychol., 1982, vol. 17, No 2—3, p. 211—229.
Cohn R. Rhythmic after activity in visual evoked responses. — In: Ann. N. Y. Acad. Sci., 1964, vol. 112, p. 281—291.
Denenberg V. H. Hemispheric laterality in animals and the effect of early experience. — Behav. Brain Sci., 1981, vol. 4, p. 1—49.
Dimond S. J., Farrington L., Johnson P. Differing emotional response from right and left hemispheres. — Nature, 1976, vol. 261, p. 690—692.
Dowling D. A., Diamond M. C., Murphy G. M., Johnson R. E. A morphological study of male rat cerebral cortical asymmetry. — Exp. Neurol., 1982, vol. 75, p. 51—68.

Eccles J. C. Brain speech and consciousness. — Naturwissenschaften, 1973, vol. 60, p. 167—176.

Galaburda A. M., LeMay M., Kemper T. L., Geschwind N. Right-left asymmetries in the brain. — Science, 1978, vol. 199, p. 852—856.

Geschwind N., Levitsky W. Human brain: left-right asymmetries in temporal speech region. — Science, 1968, vol. 161, p. 186—187.

Giehrl T., Distel H. Asymmetric distribution of side preference in hamsters can be reversed by lesions of the caudate nucleus. — Behav. Brain Res., 1980, vol. 1, p. 187—196.

Glick S. D., Crane A. M., Jerussi T. P., Fleisher L. M., Green J. P. Functional and neurochemical correlates of potentiation of striatal asymmetry. — Nature, 1975, vol. 254, p. 616—617.

Glick C. D., Jeruss T. P., Zimmerberg B. Behavioral and neuropharmacological correlates of nigrostriatal asymmetry in rats. — In: Lateralization in the nervous system. / Ed. S. Harnad et al. New York, 1977, p. 213—249.

Glick S. D., Meibach R. C., Cox R. D., Maayani S. Multiple and interrelated functional asymmetries in rat brain. — Life Sci., 1979, vol. 25, p. 395—400.

Glick S. D., Ross D. A. Lateralization of function in the rat brain. Basic mechanisms may be operative in humans. — Trends. Neurosci., 1981, vol. 4, p. 196—199.

Groves C. P., Humphrey N. K. Asymmetry in gorilla skulls: Evidence of lateralized brain function? — Nature, 1973, vol. 244, p. 53—54.

Howard K. J., Rogers L. J., Boura A. L. Functional lateralization of the chicken forebrain revealed by use of intracranial glutamate. — Brain Res., 1980, vol. 188, p. 369—382.

Jerussi T. P., Glick S. D. Amphetamine-induced rotation in rats without lesions. — Neuropharmacology, 1974, vol. 13, p. 283—286.

Kimura D., Durnford M. Normal studies on the function of the right hemisphere in vision. — In: Hemisphere function of the human brain / Ed. S. J. Dimond, J. G. Beaumont. London, 1974, p. 25—47.

Kolb B., Sutherland R. L., Wishaw J. Q. The relative contribution of cortical site and side in the control of praxie and spatial behavior. — Neurosci. Abstr., 1981, vol. 7, p. 521.

LeMay M. Morphological cerebral asymmetries of modern man, fossil man and nonhuman primates. — In: Origins and evolution of language and speech. Ann. N. Y. Acad. Sci., 1976, vol. 280, p. 349—366.

Mandell A., Knapp S. Asymmetry and mood emergent properties of serotonine regulation. A proposed mechanism of action of lithium. — Arch. Gener. Psychiat., 1979, vol. 36, p. 909—916.

Mandell A., Knapp F., Geyer M. Lithium decreases and cocaine increases the bilateral asymmetry of serotonin mesostriate and mesolimbic systems associated with changes in the kinetic properties of triptophan hydroxylase. — In: Catecholamines: Basic and clin. frontiers. New York, 1979, p. 663—665.

Morse Ph., Snowdon Ch. T. An investigation of categorial speech discrimination by rhesus monkeys. — Percept. and Psychophys., 1975, vol. 17, p. 9—16.

Nottebohm F. Origins and mechanisms in the establishment of cerebral dominance. — In: Handbook of behavioral neurobiology / Ed. M. S. Gazzaniga. New York, 1979, p. 295—344.

Pediconi M. Q., Rodriguer de Turco E. B. Free fatty acid content and release kinetics as manifestation of cerebral lateralization in mouse brain. — J. Neurochem., 1984, vol. 43, p. 1—7.

Robinson R. G. Differential behavioral and biochemical effects of right and left hemisphere cerebral infarction in the rat. — Science, 1979, vol. 205, p. 707—710.

Rogers L. J., Anson J. M. Lateralization of function in the chicken forebrain. — Pharmacol. Biochem. and Behav., 1979, vol. 10, p. 679—686.

Rosen G. D., Finklestenin S., Stoll A. L., Yutzey D. A., Denenberg V. H. Neurochemical asymmetries in the albino rat's cortex striatum and accumbens. — Life Sci., 1984, vol. 34, p. 1143—1148.

Ross D. A., Glick S. D., Meibach R. G. Sexually dimorphic brain and behavioral asymmetries in the neonatal rat. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, Biol. Sci., 1981, vol. 78, p. 1958—1961.

Rubens A. B., Mahowald M. W., Hutton J. T. Asymmetry of the lateral sylvian fissures in man. — Neurology, 1976, vol. 26, p. 620—624.

Schneider L. H., Murphy R. B., Coons E. E. Lateralization of striatal dopamine (D2) receptors in normal rats. — Neurosci. Lett., 1982, vol. 33, p. 281—284.

Slopsema J. S., Gugten J. Van der, De Bruin J. P. Regional concentrations of noradrenaline and dopamine in the frontal cortex of the rat: dopaminergic innervation of the prefrontal subareas and lateralization of prefrontal dopamine. — Brain Res., 1982, vol. 250, p. 197—200.

Tucker D. M. Lateral brain function, emotion and conceptualization. — Psychol. Bul., 1981, vo. 89, p. 19—46.

Wada J. A. Interhemispheric sharing and shift of cerebral speech function. — Exp. Med. Internat. Congr. Series, 1969, vol. 193, p. 296—297.

Webster W. G. Hemispheric asymmetry in cats. — In: Lateralization in the nervous system / Ed. S. Harnad et al. London, 1977, p. 471—480.

Webster W. Morphological asymmetiies of the cat brain. — Brain, Behav. and Evolut., 1981, vol. 18, p. 72—79.

Witelson S. F., Pallie W. Left hemisphere specialization for language in the newborn: neuıoanatomical evidence of asymmetry. — Brain Res., 1973, vol. 96, p. 641—646.

Yeni-Komshian G. H. Anatomical study of cerebral asymmetry in the temporal lobe of humans, chimpanzees and rhesus monkeys. — Science, 1976, vol. 192, p. 387—389.

Yamamoto B. K., Lane R. F., Freed C. R. Normal rats traid to circle show asymmetrical caudate dopamine release. — Life Sci., 1982, vol. 30, p. 2155—2162.

Zimmerberg B., Glick S. D., Jerussi T. P. Neurochemical correlates of a spatial preference in rats. — Science, 1974, vol. 185, p. 623—625.

Zimmerberg B., Strumpf A. J., Glick S. D. Cerebral asymmetry and leftright discrimination. — Brain Res., 1978, vol. 140, p. 194—196.

Часть III. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КОММУНИКАЦИИ ЖИВОТНЫХ

Глава 10

АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ У НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Изучение акустической коммуникации в животном мире составляет один из разделов нейроэтологии. Эта молодая наука использует комплексный подход к исследованию поведения, базирующийся на тщательном морфофизиологическом анализе преобразования сенсорных сигналов и формирования ответных реакций организма. Целью нейроэтологии является не только изучение эволюции поведения, но и анализ функционирования мозга животных.

С точки зрения задач, стоящих перед нейроэтологией, низшие позвоночные представляют особый интерес. Относительная стереотипность двигательных реакций и сравнительно меньшая сложность нейронных путей позволяют рассчитывать на установление четких связей нейронной активности с поведением. С другой стороны, по сравнению с членистоногими или моллюсками исследование позвоночных имеет большие шансы на обнаружение явлений или закономерностей, сохраняющихся в эволюционном ряду вплоть до человека.

РЫБЫ

Звукоизлучение. Звук является одним из наиболее эффективных каналов связи под водой. Особую роль имеет использование акустической связи на глубине и в мутных водах, где зрение ограничено по дальности, а в ряде случаев практически бесполезно. По-видимому, все рыбы, начиная с миксин, воспринимают звуковые колебания водной среды, однако специализированные системы звукоизлучения имеются сравнительно у небольшого числа видов. Звуки типа скрипов рыбы производят трением различных костных образований, в частности так называемых глоточных зубов (Протасов, 1975). Эти сигналы могут усиливаться плавательным пузырем, который в этом случае становится основным органом звукоизлучения. Другой специализированный механизм связан с непосредственным возбуждением колебаний плавательного пузыря системой мышц. Интенсивность звука, излучаемого таким

способом рыбой-жабой (*Opsanus tau*), на расстоянии метра от объекта составляет около 100 дБ уровня звукового давления, т. е. близка к болевому порогу слуха.

Имеются и другие, может быть, более редкие, но несомненно специализированные системы звукоизлучения. У спинорогов звуки могут вызываться движением грудного плавника, соединенного с плавательным пузырем довольно жесткой мембраной. Некоторые морские собачки генерируют звуки путем резких движений головы вбок или сверху вниз (Tawolga, 1960). В данном случае этологическая роль сигналов вполне ясна: звуки издаются только самцами в процессе брачного поведения.

Наряду с сигналами, используемыми специально для целей коммуникации, рыбы издают разнообразные звуки в процессе выполнения таких физиологических функций, как движение, питание и тому подобное. Звук может излучаться при резком изменении направления движения, когда поток становится турбулентным. Звуки питания наблюдаются и при пережевывании мелкой пищи, и при схватывании добычи. У рыб с плавательным пузырем, открытым в пищевод или желудок, время от времени образуются газовые пузырьки, выведение которых вызывает слабый щелчок. Этот процесс происходит весьма интенсивно при подъеме косяков рыбы к поверхности, когда результирующий шум может быть слышен даже в воздухе (Marshal, 1977).

Акустические параметры издаваемых рыбами звуковых сигналов варьируют в довольно широких пределах. Рекордсменом по интенсивности является уже упомянутая рыба-жаба. Спектр генерируемых ею звуков, напоминающих пароходный гудок, определяется акустическими свойствами плавательного пузыря и состоит из гармонических максимумов с основной частотой около 0.1 кГц (Fish et al., 1952). Гармонический характер звукоизлучения типичен для всех сигналов, излучаемых плавательным пузырем. Скрипы имеют обычно более равномерный и широкополосный спектр. У ставриды, например, частотный диапазон такого сигнала простирается от десятков герц до шести килогерц. К сожалению, почти ничего неизвестно о звукоизлучении глубоководных рыб, для которых акустическая коммуникация кажется весьма вероятной. Морфологами описаны некоторые структуры глубоководных рыб, которые могут служить целям генерации звуков.

Нейронные цепи, определяющие звукоизлучение у рыб, включают в себя вокализационные центры среднего и продолговатого мозга (Demski, 1981).

Звуковосприятие. Самец североамериканской пресноводной рыбки нотропис при проигрывании магнитофонной пленки с записью сигнала, издаваемого половозрелой самкой, подплывает к излучателю и касается его челюстью (Marshal, 1977). У рыбы-жабы некоторые типы звуков излучаются исключительно самцами и вызывают приближение половозрелых самок. Хотя в половом поведении важнейшую роль играют внутривидовые сигналы, это не всегда справедливо для других поведенческих ситуаций. Когда

звуки, издаваемые ставридой в процессе еды, предъявлялись животным того же вида, рыбы становились более активными, их движения ускорялись, они пытались «клевать» резиновую поверхность излучателя. Тот же пищевой сигнал ставриды вызывал, однако, бегство мальков анчоуса и приближение барракуды (Marshal, 1977).

В целом наблюдения показывают, что рыбы способны воспринимать весьма разнообразные звуковые сигналы. Звуки небиологического происхождения, возникающие, например, вследствие

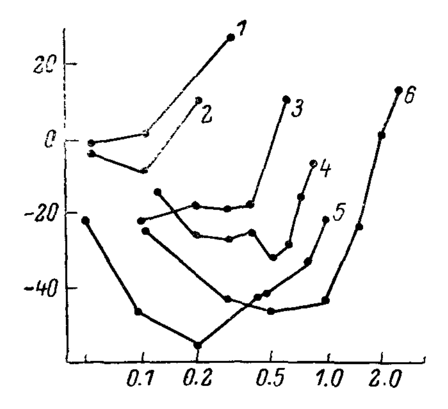


Рис. 72. Поведенческие аудиограммы нескольких видов морских и пресноводных рыб (по: Platt, Poper, 1981).

По оси абсцисс – частота, кГц; *по оси ординат* — уровень сигнала, дБ относительно 1 мкБ. *1* — рыба-жаба (*Opsanus tau*); *2* — камбала-лиманда (*Limanda limanda*); *3* — треска (*Gadus morhua*); *4* — индийский спиноперо (*Notopterus chilata*); *5* — ариевый сомик (*Arius felic*); *6* — серебряный карась (*Carassius auratus*).

Рис. 73. Пороги обнаружения амплитудной модуляции у серебряного карася (*1*) и у человека (*2*) (по: Fay, 1980).

По оси абсцисс — частота модуляции, Гц; *по оси ординат* — пороговые значения глубины модуляции, дБ.

движения воды, могут использоваться для оценки метеоусловий или определения гидрологии. Несомненно, что рыбы воспринимают звуки судов и других искусственных объектов.

Более строгие исследования слуховых способностей рыб проводили в лабораторных условиях с использованием синтезированных сигналов. В качестве критерия наличия восприятия использовали как безусловные, так и условные рефлекторные реакции. На рис. 72 приведено несколько поведенческих аудиограмм разных видов рыб. В большинстве случаев частотный оптимум соответствует сотням герц при наинизших порогах 20—50 дБ уровня звукового давления. Верхняя граница аудиограмм варьирует от 0.3 до 3.0 кГц. К сожалению, до сих пор нет полной уверенности в том, что эти различия не связаны с методикой экспериментальных работ, проводимых разными группами авторов. Однако стоит отметить, что наиболее высокие пороги и наименьший частотный диапазон восприятия имеет рыба-жаба, отличающаяся особенно громким звукоизлучением.

У серебряного карася (*Carassius auratus*) очень быстро вырабатывается условный рефлекс, заключающийся в затормаживании дыхательных движений после воздействия звука. Эта методика позволила получить не только абсолютные пороги слуха, но также дифференциальные пороги и пороги маскировки. Как видно из рис. 72, диапазон слышимости этого объекта простирается до 2.0 кГц с широким оптимумом аудиограммы в районе 0.3—0.9 кГц. Для определения степени частотного разрешения у этого объекта использовали метод маскировки тона тоном (Fay et al., 1978). Порог маскировки был наибольшим при совпадении частот тестового тона и маскера и довольно резко падал при изменении любой из этих частот. Результаты с несомненностью свидетельствуют о возможности частотного анализа звуков. Дифференциальная чувствительность к частоте тонов, измеренная тем же методом, составила около 5 %.

Для понимания механизмов слухового анализа у рыб важное значение имело сопоставление дифференциальных порогов по частоте для тональных сигналов с частой последовательностью щелчков. Несмотря на то что в последнем случае спектр сигнала мало менялся, при изменении частоты следования дифференциальные пороги оказались не ниже, чем для тонального сигнала. Результат интерпретируется как свидетельство доминирования в слуховой системе рыб временны́х механизмов анализа частоты (Fay, Passow, 1982).

Совершенство механизмов временно́го кодирования у карася проявилось и при определении дифференциальных порогов по интенсивности при действии амплитудно-модулированных тонов (Fay, 1980). В диапазоне частот модуляции 10—100 Гц пороги обнаружения модуляции у этого объекта оказались существенно ниже, чем у человека и других млекопитающих (рис. 73).

Одной из наиболее принципиальных проблем, касающихся слуха рыб, уже давно служил вопрос о способности этих животных к локализации источника звука. В начале 60-х годов ван-Бержейк выдвинул гипотезу о том, что слуховая система в отличие от системы боковой линии не способна дать информацию о направлении на источник (Bergeijk van, 1964). Гипотеза исходила из предполагаемой ненаправленности приемника и отсутствия интерауральных разностей уровней и фаз. В настоящее время указанную гипотезу можно считать опровергнутой. Поведенческие эксперименты, проведенные в условиях открытых водных бассенов при расположении источника заведомо в дальнем звуковом поле, где боковая линия не функционирует, ясно демонстрируют неплохие способности к локализации как у хрящевых (Nelson, Gruber, 1963), так и у костистых (Hawkins, Sand, 1977) рыб. Более того, у трески обнаружена довольно высокая дифференциальная чувствительность по углу не только в горизонтальной, но и в вертикальной плоскости. Точность локализации сигнала по вертикали составляет 10—15 %, что превышает способности большинства млекопитающих, в том числе и человека. Функциональное значение этой осо-

бенности рыб очевидно, так как водное пространство принципиально трехмерно.

Морфология слуховой системы. Рецепция звука может осуществляться в нескольких отделах внутреннего уха рыб: саккулюсе, утрикулюсе, лагене и пренебрегаемом сосочке (рис. 74). Хотя пути возбуждения этих структур могут быть различны, во всех случаях непосредственным рецептором механических колебаний являются вторичночувствующие волосковые клетки. В простейшем случае звук может вызвать возбуждение рецептора за счет разной инерционности образований, связанных с основанием волосковой клетки и с вершиной ее волосков. Такой сигнал приведет к смещению волосков, что вызовет появление внутрикле-

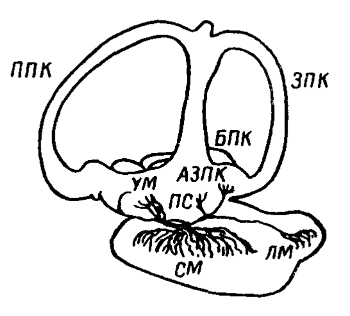


Рис. 74. Схема лабиринта костистой рыбы (вид с медиальной стороны) (по: Henson, 1974).

ППК — передний полукружный канал; *ЗПК* — задний полукружный канал; *БПК* — боковой полукружный канал; *АЗПК* — ампула заднего полукружного канала; *УМ* — утрикулярная макула; *СМ* — саккулярная макула; *ЛМ* - лагенарная макула; *ПС* — пренебрегаемый сосочек.

точного рецепторного потенциала. У ципринoидных рыб основным приемником звука является плавательный пузырь, колебания которого через специализированный аппарат косточек Вебера передаются в жидкие среды внутреннего уха.

Важно заметить, что при обоих указанных способах возбуждения рецепторов эффективность сигнала будет зависеть от направления его прихода. Асимметрия приемных свойств плавательного пузыря была продемонстрирована в прямых физических экспериментах (Альтман, 1984), показавших, что наибольшая чувствительность наблюдается при падении звука с переднего направления (Tawolga, 1977).

Ассиметрия приемников внутреннего уха обусловлена пространственной организацией отолитов и рецепторных клеток. Известно, что деполяризация рецепторов происходит при смещении пучка жестких волосков (стереоцилий) по направлению к одному гибкому волоску — киноцилии. В каждом из предполагаемых слуховых отделов внутреннего уха рыб имеется видоспецифическая топологическая организация клеток, имеющих по-разному ориентированные пучки волокон. Эта топография сопровождается соответствующей организацией веточек слухового нерва. В результате следует ожидать специализации веточек по чувствительности к направлению прихода звука (Popper, 1981).

У ципринoидных рыб саккулярная макула вытянута горизонтально (рис. 74). В горизонтальной части макулы киноцилии расположены, как правило, с дорсальной стороны пучка стереоцилий,

а в вертикальной части — с вентральной. Саккулярный отолит этих рыб сравнительно легок, и его функционально можно сопоставить с текториальной мембраной наземных позвоночных. Изгиб стереоцилий вызывается движением эндолимфы, приводящим к колебаниям отолита.

У большинства остальных рыб, не имеющих специальной системы передачи звуков к внутренему уху от плавательного пузыря, саккулярный отолит обычно более массивен. Так как плотность отолита примерно в три раза превышает плотность воды и макулярных клеток, его смещения запаздывают относительно тела клетки. Результирующий изгиб волосков обусловливает деполяризацию волосковой клетки и возбуждение дендритов нейронов, аксоны которых формируют слуховой нерв. Топография клеток с разной ориентацией волосков весьма вариабельна и может быть совершенно различной даже у видов, принадлежащих к одному семейству (Popper, 1981).

Имеются ли во внутреннем ухе рыб морфологические предпосылки для осуществления частотного анализа звуков по принципу места? Сравнительно легкий отолит ципринойдных может колебаться в разных точках по-разному в зависимости от частоты. У рыб с массивным отолитом характер его смещения по отношению к более подвижной макуле также меняется при смене частоты звука. В результате область возбуждения рецепторов в обеих группах рыб оказывается частотнозависимой.

От слуховых образований внутреннего уха идут тонкие веточки, которые, сливаясь с веточками от других рецепторных структур, образуют передний и задний рукава VIII черепного нерва. У серебряного карася волокна саккулярной веточки варьируют по своему диаметру от 2 до 10 мкм, причем одно волокно обычно связано с несколькими рецепторными клетками (Fukukawa, 1978; Saidel, Popper, 1983).

Слуховые волокна VIII нерва заканчиваются в нескольких ядрах продолговатого мозга, номенклатура которых до сих пор установлена не вполне четко и, по-видимому, существенно различается у разных групп (McCormick, 1983). Большинство волокон бифурцирует, посылая один отросток в переднюю группу ядер, а другой в заднюю. Отростки, идущие вперед, могут достигать вентролатеральной доли мозжечка, а идущие назад — маунтеровских клеток (McCormick, 1983). Недавно в продолговатом мозге рыб описано вторичное слуховое ядро, входом которого служат аксоны нервных клеток второго порядка (Finger, Tong, 1984). Вопрос о гомологии этого образования с ядрами верхних олив наземных позвоночных пока остается невыясненным.

Слуховые нейроны продолговатого мозга посылают аксоны в средний мозг, заканчиваясь почти исключительно в медиальных отделах полукружного торуса (Echleter, 1984). Проекции в промежуточный и в передний мозг до сих пор фактически не исследованы.

Физиология слуховой системы. Электрофизиологические ис-

следования слуховой системы рыб развиваются крайне неравномерно. Имеются серьезные работы, касающиеся импульсной активности волокон слухового нерва, но характеристики нейронов центральных образований слухового пути изучены явно недостаточно.

В 60-х годах группе японских авторов удалось осуществить внутриклеточную регистрацию активности толстых волокон саккулярной веточки серебряного карася (Furukawa, Ishii, 1967; Ishii et al., 1971). Авторы наблюдали спонтанный синаптический шум, состоящий из всплесков переменной амплитуды, иногда вызывавших генерацию импульсного разряда. Низкочастотные тоны вызывали возбуждающие синаптические потенциалы, следующие с периодом сигнала. Амплитуда этих потенциалов постепенно снижалась во времени. Следовательно, у этого объекта адаптация наблюдается уже на этапах, предшествующих генерации нервного импульса.

В условиях экстраклеточной регистрации волокна слухового нерва карася обычно обладали спонтанной активностью, средняя частота которой варьировала от единиц до сотен импульсов в секунду. По характеру распределения межимпульсных интервалов эта активность могла быть чисто хаотической, пачковой или квазипериодической (Fay, 1981). Реакция волокон на тональные сигналы была частотно-избирательной, хотя добротность пороговых кривых оказалась сравнительно невысокой, причем иногда фильтрация осуществлялась только со стороны высоких частот. Значения оптимальных частот находились в диапазоне от десятков герц до 0.8 кГц, что хорошо коррелирует с поведенческой аудиограммой этого объекта (Popper, 1981). Примерно такими же свойствами обладают саккулярные волокна слухового нерва трески (Horner et al., 1981).

Наиболее примечательной чертой реакции волокон на тоны является их способность к воспроизведению формы звуковой волны. Во всем слышимом диапазоне моменты появления импульсов слухового нерва карася оказались синхронизованными с максимумами звукового давления, причем степень этой синхронизации коррелировала с психофизическим порогом по частоте тона (Fay, 1980). Указанное соответствие позволяет допустить, что в слуховой системе рыб частота кодируется не спектральным, а временны́м способом.

Эффективность временно́го анализа сигнала особенно ярко проявилась при изучении реакции слуховых волокон на амплитудно-модулированные тоны. Воспроизведение модуляции наблюдалось вплоть до частот 0.3—0.4 кГц, причем в диапазоне десятков герц пороги воспроизведения модуляции были очень низки. Это соответствует психофизическим данным о высокой способности карася к обнаружению модуляций и подкрепляет мнение о решающей роли временны́х механизмов в анализе звуков рыбами.

В слуховых центрах продолговатого мозга трески нейроны обладают спонтанной активностью, а их реакция на тоны является

частотно избирательной (Sawa, 1976). Однако в отличие от слухового нерва синхронизация с тоном в большинстве случаев оказывается довольно слабой. Ответ на звук наблюдается и в маунтеровских клетках, приводя к сокращению мышц контралатеральной стороны тела, обусловливающему так называемый стартрефлекс (Zottoli, 1977).

В торусе *Ictalurus punctatus* на звук отвечала примерно половина клеток (Knudsen, 1977), причем реакции могли быть как возбуждающими, так и тормозными. Используя метод электрической стимуляции, удалось показать, что некоторые клетки торуса получают билатеральные входы.

В некоторых точках вентролатеральной зоны таламуса хрящевых рыб наблюдали вызванный ответ на звуковые стимулы (Bullock, Corwin, 1979). Ответ не вызывался стимуляцией электрорецепторов и органов боковой линии.

Эти довольно отрывистые данные хотя и не позволяют выявить последовательные этапы обработки сигнала, но в целом укладываются в общую схему иерархической организации признакового описания сигнала в слуховом пути. Укажем основные черты этой схемы: максимально полное воспроизведение сигнала в волокнах слухового нерва, выделение частотно-временных особенностей и первичное бинауральное сравнение в ядрах продолговатого мозга, выделение более сложных признаков в среднем мозге. Особенностью слуховой системы рыб является сравнительно узкий частотный диапазон воспринимаемых звуков и доминирование временных механизмов анализа акустических стимулов.

АМФИБИИ

Звукоизлучение. У хвостатых амфибий акустическая коммуникация развита сравнительно слабо, хотя некоторые виды излучают негромкие звуки типа щелчков или скрипов (Wyman, Thall, 1972). Бесхвостые амфибии, наоборот, являются одними из самых голосистых групп животных нашей планеты. Основным звуковым источником бесхвостых амфибий является хорошо развитая гортань с голосовыми связками (Gans, 1973). У самца древесной лягушки (*Hyla arborea*), не достигающего в длину и 5 см, дорсовентральная протяженность гортани составляет 1 см. Специальные кости скелета образуют поддерживающую арку, на которой крепится овальный хрящ, замкнутый двумя черпаловидными хрящевыми пластинами. К пластинам подходят четыре пары мышц — три размыкающих и одна смыкающая. Мышцы специализированы для быстрых движений, что проявляется в малой толщине миофибрилл и богатой их иннервации со стороны мотонейронов (Schneider, 1977). Движения голосовых связок могут быть не связаны с движениями гортани.

Кинорегистрации гортани леопардовой лягушки (*Rana pipiens*) в процессе звукоизлучения показали, что генерация отдельного пульса совпадает с раздвижением черпаловидных пластин. Основ-

ная частота или амплитудная модуляция в пульсе определяется вибрацией голосовых связок. С другой стороны, максимумы спектра излучаемого сигнала связаны с резонансом излучающей ротовой полости, к которой обычно добавляется один или два голосовых мешка. Такой механизм может обеспечить весьма высокую мощность звукоизлучения. У многих видов ануран интенсивность брачного крика на расстоянии 1 м превышает 100 дБ.

Спектральные характеристики акустических сигналов, издаваемых бесхвостыми амфибиями, чрезвычайно разнообразны. На рис. 75 приведены динамические спектрограммы коммуникационных сигналов нескольких европейских видов. Можно выделить продолжительные сигналы: непрерывные — брачные крики жерлянки; и состоящие из периодической последовательности коротких пульсов — брачный и территориальный крики травяной лягушки чесночницы (рис. 75, *2*), брачный крик зеленой жабы (рис. 75, *1*). У древесной лягушки (*Hyla arborea*) брачный сигнал состоит из длинной последовательности довольно коротких пульсов, в каждом из которых выявляется частотная модуляция (рис. 75, *3*).

Разнообразие акустических признаков может быть присуще и сигналам одного вида. Основной брачный крик озерной лягушки, например, включает в себя несколько пульсов с гармоническим частотным составом (рис. 75, *4*). В то же время ответный сигнал, иногда называемый территориальным, является непрерывным, имеет иной спектральный состав и часто обладает выраженной частотной модуляцией (рис. 75, *5*). В процессе охотничьего поведения озерные лягушки издают более короткие сигналы, спектр которых напоминает спектр территориального сигнала, но временны́е характеристики весьма разнообразны.

Среди американских видов наиболее подробно изучались брачные сигналы некоторых древесных лягушек. Все они характеризовались гармонической структурой спектра, однако обычно гармоники в двух частотных областях были выделены по уровню. Так, у зеленой лягушки (*Hyla cinerea*) такими выделенными областями являлись 0.8—1.2 и 2.2—3.6 кГц, у лающей лягушки (*Hyla gratiosa*) максимумы сосредоточивались в районе 0.4—0.6 и 1.6—2.2 кГц (Oldham, Gerhardt, 1975).

Параметры звуковых сигналов даже для одного животного могут сильно меняться в зависимости от условий окружающей среды, прежде всего от температуры. Сильнее всего температура влияет на частоту следования пульсов. Зависимость близка к линейной, причем наклон для разных видов варьирует от 1 до 3 имп./с на градус (Gerhardt, 1978a). Параллельно с изменением частоты следования пульсов меняется и длительность, так что скважность сигнала (отношение периода к длительности) остается примерно постоянной.

Несущая частота, по-видимому, более устойчива к температурным изменениям (Gerhardt, Mudry, 1980). Так, у зеленой древесной лягушки при изменении температуры от 20 до 28 °C достоверных изменений спектра обнаружено не было. Однако у других

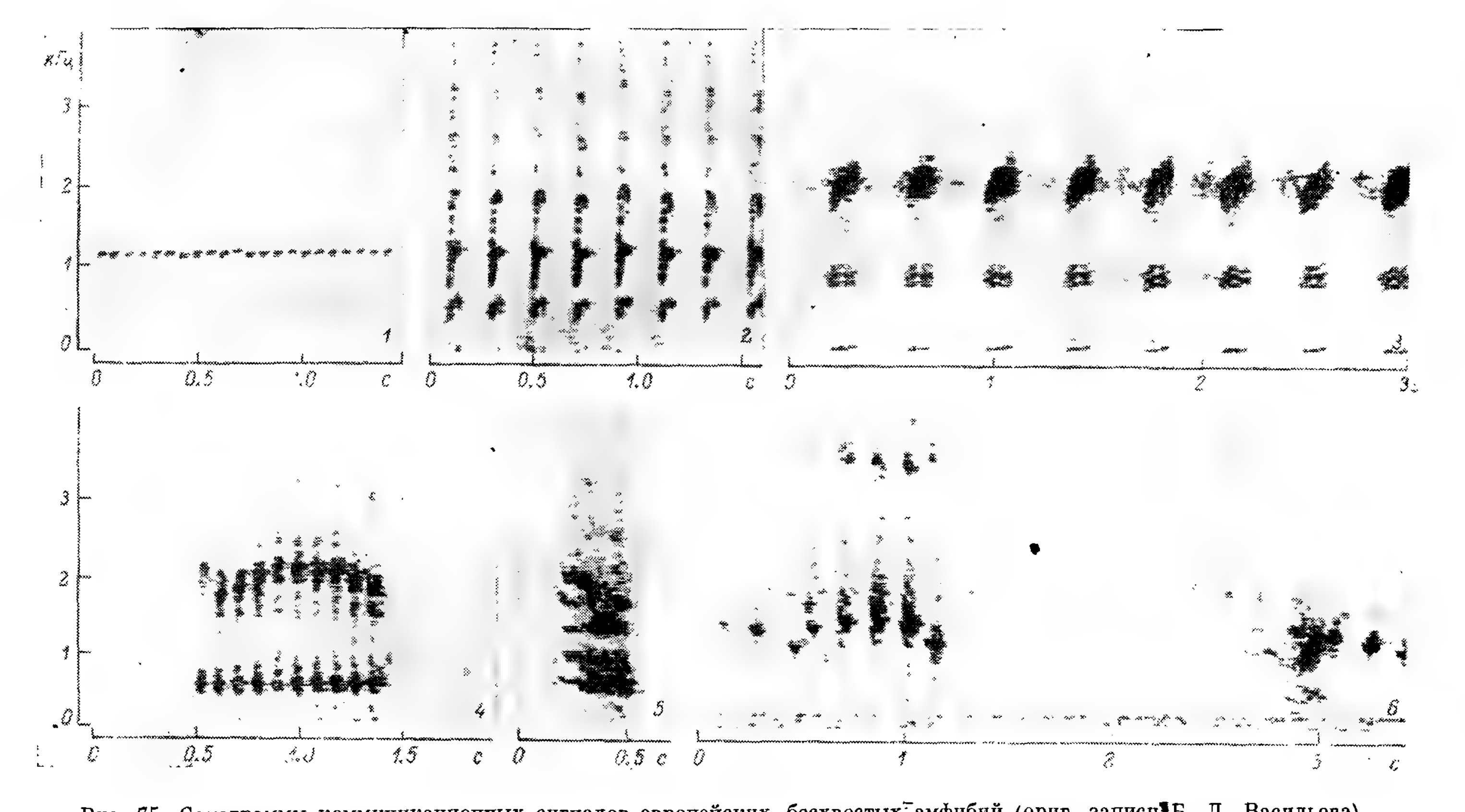


Рис. 75. Сонаграммы коммуникационных сигналов европейских бесхвостых амфибий (ориг. записи Б. Д. Васильева).

По оси абсцисс — время, с; *по оси ординат* — частота, кГц. *1* — брачный крик зеленой жабы; *2* — крик освобождения чесночницы; *3* — брачный крик древесной лягушки; *4* — крик «бре-ке-ке-ке» озерной лягушки; *5* — крик «уа» озерной лягушки; *6* — перекличка двух озерных лягушек.

видов наблюдали сдвиг спектральных максимумов на 10—15 % при повышении температуры на 6—8 °С.

У бесхвостых амфибий сравнительно подробно исследовались центральные механизмы звукоизлучения. Нейронная цепь, определяющая временну́ю структуру сигнала, локализована в стволе мозга вблизи от ядер тройничного нерва (Schmidt, 1984). Однако запускает этот «генератор» нервный центр, расположенный на границе промежуточного и переднего мозга в переднем преоптическом ядре (Schneider, 1977; Schmidt, 1984). Цепь от возбуждения переднего ядра до импульсации мотонейронов мышц гортани функционирует и в изолированном препарате, лишенном всех дорсальных областей, в том числе и слуховых ядер среднего и промежуточного мозга.

Звуковосприятие. Данные относительно роли акустической коммуникации в поведении хвостатых амфибий довольно неопределенны (Gehlbach, Walker, 1970).

У бесхвостых амфибий полевые наблюдения выявляют важную роль акустической связи, особенно в процессе брачного поведения. Роль эта, однако, различна для разных видов. Так, у видов с ограниченным временем брачного периода (*Rana temporaria*) самцы очень активны и бросаются на любой движущийся объект. Брачный крик самца вызывает повышенную вокальную активность других самцов и способствует накоплению половых гармонов (Walkowiak, Brzoska, 1982). В то же время положительный фонотаксис самок выражен слабо.

У большинства жаб и древесных лягушек поведение самцов более пассивно, но зато хорошо выражен фонотаксис самок. У лягушки-быка структура брачного сообщества напоминает ток птиц (Emlen, 1977). Квакающий самец находится в приподнятом над водой положении и не реагирует на проплывающих рядом самок при отсутствии тактильного контакта. Самки этого вида, для которого характерен длительный брачный период, иногда в течение нескольких суток плавают среди «токующих» самцов и только затем осуществляют свой выбор.

Акустические сигналы могут определять и пищевое поведение амфибий. Так, хорошо документировано, что крупная австралийская жаба-ага охотится на мелких амфибий, ориентируясь по их звуковым сигналам (Jaeger, 1976).

Уже давно для изучения слуха амфибий пытались использовать рефлекторные реакции. В ранней работе (Kleerkopper, Sibabin, 1959) с применением дыхательного рефлекса был получен для леопардовой лягушки неправдоподобно широкий диапазон слышимости — до 15 кГц, что, по-видимому, определялось акустическими артефактами. Более реалистические аудиограммы нескольких видов были получены путем регистрации кожно-гальванического рефлекса (Brzoska, 1981). У травяной лягушки этот рефлекс вызывался тонами в диапазоне 0.1—3.0 кГц, причем пороги в частотном диапазоне, соответствующем максимуму энергии брачного сигнала (около 0.5 кГц), были выше, чем в соседних диапазонах.

Последний результат можно объяснить, если полагать, что рефлекс связан с отрицательными реакциями типа затаивания.

Выработка у бесхвостых амфибий условнорефлекторных реакций на звук встретилась с большими трудностями. Болевая стимуляция, вызывая затаивание, не приводит к активной реакции избегания; эффективных методов поощрения пока также не выявлено. Наиболее четкий условный рефлекс на звук описан для чисто водного вида (*Xenopus* sp.), у которого слуховая система по другим критериям развита очень слабо (Gorner et al., 1984). Среди наземных бесхвостых наибольшие успехи достигнуты у жаб. Для 4 из 14 исследованных серых жаб удалось выработать достоверную ассоциацию звукового сигнала с несъедобностью предлагаемого за ним корма (Brzoska, Schneider, 1978).

В ряде работ слуховые характеристики ануран оценивались путем использования поведенческих реакций, присущих им в реальной обстановке. Например, у одного вида древесных лягушек слуховые характеристики удалось получить, используя то обстоятельство, что крики самцов прекращались при подаче тональных сигналов (Zellick, Narins, 1983). Метод позволил оценить диапазон слышимости и дать верхнюю оценку дифференциального порога по интенсивности. Самцы лягушки-быка реагировали ответной вокализацией на сигнал, имитирующий брачный крик. Для успешной имитации было необходимо правильно воспроизводить как частотные, так и временны́е параметры звука (Capranica, 1966).

Наиболее четкие оценки слуховых способностей были получены при исследовании фонотаксиса лягушек с использованием методики вынужденного выбора. Самка выбирала направление к одному из двух громкоговорителей, излучающих несколько различающиеся сигналы. При температуре 25—28 °С зеленая древесная лягушка (*Hyla cinerea*) всегда предпочитала сигнал, который по своим спектральным и временны́м характеристикам был ближе к брачному крику со спектральными максимумами на частотах 0.9 и 2.5 кГц. Однако при снижении температуры до 20 °С предпочтение отдавалось сигналу с частотой нижней компоненты 0.6 кГц (Gerhardt, Mudry, 1980).

Наиболее странным является то, что спектр сигнала не зависит от температуры, и, таким образом, при низких температурах наблюдается резкое несоответствие параметров брачного крика и предпочитаемых самкой сигналов. Спекулятивное объяснение этого явления состоит в следующем. При низких температурах обычно осуществляется только поиск водоема, и в этом случае двухальтернативный выбор отсутствует. Реакция на низкочастотные сигналы может быть даже полезной, так как сигналы лающей лягушки (*Hyla gratiosa*) того же водоема, очень громкие и далеко слышимые, имеют спектральный максимум именно вблизи 0.6 кГц. Спаривание же происходит при такой температуре, когда явное предпочтение отдается видовому брачному крику.

Очень высокой оказалась чувствительность самок *Hyla cinerea* к временны́м особенностям сигнала. Иногда самцы издают крик,

отличающийся от брачного, только существованием нескольких резких колебаний амплитуды в одном пульсе. Этот крик самку не привлекает. Более того, увеличение числа колебаний амплитуды, например с трех до четырех, уже приводит к достоверному снижению вероятности выбора (Gerhardt, 1978b).

Для фонотаксиса самок лающей лягушки роль спектра оказалась не очень значительной. При наличии низкочастотной компоненты 0.5 кГц изменение частоты второй составляющей в диапазоне 1.0—2.5 кГц почти не влияло на предпочтение. Температурной зависимости спектрального оптимума для этого объекта не выявлено. Важнейшим признаком оказалось наличие незначительной амплитудной модуляции в начале пульса (Oldham, Gerhardt, 1975). В режиме двухальтернативного выбора брачный сигнал

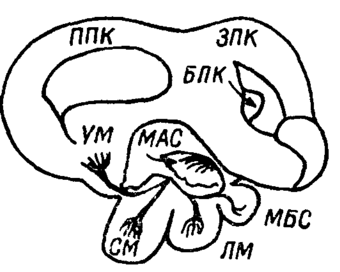


Рис. 76. Схема лабиринта жабы (вид с медиальной стороны) (по: Henson, 1974).

ППК — передний полукружный канал; *ЗПК* — задний полукружный канал; *БПК* — боковой полукружный канал; *УМ* — утрикулярная макула; *СМ* — саккулярная макула; *ЛМ* — лагенарная макула; *МБС* — макула базилярного сосочка; *МАС* — макула амфибиального сосочка.

всегда предпочитался сигналу без этой модуляции или проигранному в обратном направлении. Роль указанного признака для полового поведения не вполне ясна, так как он имеется и в крике самцов *Hyla cinerea*, населяющих обычно те же водоемы, что и лающая лягушка.

При изучении по той же методике серой древесной лягушки (*Hyla versicolor*), самцы которой излучают серии коротких пульсов, основное внимание было уделено периоду следования пульсов (Gerhardt, 1978a). С повышением температуры этот период и длительность каждого пульса уменьшаются. Параллельно изменяются и реакции самки в ответ на изменение периода следования пульсов синтезированного сигнала. Таким образом, у этого объекта в отличие от *Hyla cinerea* характеристики излучения и приема изменяются согласованно.

Морфология слуховой системы. У хвостатых и безногих амфибий сильно редуцированные органы слуха обычно внешне не выражены. Акустический приемник большинства бесхвостых представлен барабанной перепонкой, находящейся на поверхности тела. Такое расположение определяет сравнительно большую толщину и массу барабанной перепонки, вынужденной выполнять функции кожи и прямо соприкасаться с внешней средой. С точки зрения акустики, это резко затрудняет прием и передачу высоких звуковых частот (Васильев, 1975). От барабанной перепонки во внутреннее ухо сигналы передаются слуховой косточкой. Известно, что основная функция среднего уха наземных позвоночных состоит

в согласовании импедансов воздушной и водной сред за счет разности площадей воздушного приемника и поршня, передающего колебания в жидкость. Оптимальное отношение этих площадей около 30. У разных видов амфибий оно варьирует от 2 до 130 (Смирнов, 1984). Такой большой разброс частично можно объяснить тем, что косточка замыкает обычно только часть овального окна, идущего во внутреннее ухо. Каудальная часть овального окна занята хрящевым образованием, называемым оперкулом. Принято считать (Lombard, Strauchan, 1974), что через оперкул звук передается во внутреннее ухо от субстрата, на котором находится животное, через кости передних конечностей и плечевой пояс.

Во внутреннем ухе амфибий находятся два специализированных слуховых органа — базилярный и амфибиальный сосочки (рис. 76). Второй из них имеется у всех видов, первый — отсутствует у ряда хвостатых. Оба сосочка открываются в саккулюс и отделены тонкими эластичными мембранами от эндолимфатического протока. В макуле базилярного сосочка расположено всего несколько десятков рецепторных волосковых клеток, у части из которых волоски контактируют с покровной мембраной. Амфибиальный сосочек крупнее и обычно сильно изогнут. Его передняя часть, более широкая, примерно одинакова у всех представителей отечественной фауны, а вытянутый каудальный отдел увеличивается в ряду семейств: *Bombina*, *Bufo*, *Hyla*, *Rana*. Текториальная мембрана амфибиального сосочка, утончающаяся к каудальному концу, находится в жидкости вентральнее макулы с волосковыми клетками, закрепленной на хряще. Под действием звука колеблется не опорная, как у млекопитающих, а текториальная мембрана (Lewis et al., 1982). Число волосковых клеток амфибиального сосочка может превышать тысячу.

Волокна, отходящие от базилярного и амфибиального сосочков, представляют собой дендриты биполярных клеток ганглия Скалба, аксоны которых идут в составе задней веточки VIII черепного нерва. Один нейрон может быть связан с несколькими волосковыми клетками, но и одна клетка может давать синапсы на нескольких дендритах (Lewis et al., 1980). Общее число волокон слухового нерва лягушки-быка, иннервирующих слуховые сосочки, превышает 2500 (Dunn, 1978). По-видимому, все слуховые волокна заканчиваются в дорсальном ядре продолговатого мозга, расположенном на вершине акустического гребня. По некоторым данным (Fuzessery, Feng, 1981), область окончаний базилярного сосочка выделена морфологически и находится в дорсомедиальной области дорсального ядра. Слуховые низкочастотные рецепторы находятся и в самом саккулюсе.

Волокна клеток дорсального ядра могут направляться в четыре ядерных образования слухового пути: контралатеральное дорсальное ядро, ипси- и контралатеральное ядра верхней оливы, контралатеральный полукружный торус. В продолговатом мозге их путь проходит через арочные волокна. Аксоны верхней оливы, объединившись с частью волокон контралатеральных дорсальных

ядер, образуют боковую петлю — пучок волокон, проходящий вперед в вентролатеральной части ствола мозга. По ходу боковой петли в средний мозг расположены группы клеток, которые по морфологическим показателям могут рассматриваться как предшественники ядер боковой петли млекопитающих (Жарская и др., 1981).

Слуховой центр среднего мозга амфибий — полукружный торус, расположенный непосредственно под оптическим желудочком, представляет собой парный вырост тегментума. Он сильно развит у бесхвостых, для которых типично смыкание его половин и образование интерторальной комиссуры. Общее число клеток торуса представителей рода *Rana* обычно составляет несколько десятков тысяч. Полукружный торус бесхвостых состоит из основного ядра и окружающей его зоны более крупных, но реже расположенных клеток. В областях, примыкающих к оптическому желудочку, клетки образуют один или несколько упорядоченных слоев. Расположение клеток основного ядра также выявляет определенную упорядоченность, проявляющуюся, в частности, в том, что большинство из них обладают дендритом, направленным каудовентрально (Бибиков, Сорока, 1979).

Эфферентные аксоны выходят почти исключительно из латеральной крупноклеточной зоны торуса и направляются вперед в центральное таламическое ядро и назад в область перешейка. Число восходящих волокон сравнительно невелико, эфферентные связи таламических клеток с торусом пока не описаны. Некоторые морфологические данные предполагают связь таламических слуховых структур с ядрами стриатума и медиального паллиума (Wilczinski, Northcutt, 1983). Прямой связи каких-либо ядер слухового пути бесхвостых с передней, преоптической зоной, где расположены структуры, ответственные за инициацию вокализации, не обнаружено (Schmidt, 1984).

Физиология слуховой системы. Пути прохождения акустических колебаний из воздуха, воды или твердого субстрата во внутреннее ухо хвостатых амфибий выявлены недостаточно определенно. Сохраняется неопределенность и относительно механизмов восприятия водных и субстратных звуков бесхвостыми. Приемником воздушных звуков у бесхвостых является барабанная перепонка. Однако колебания барабанной перепонки определяются не только ее механическими свойствами, но и характеристиками ротовой полости, соединенной со средним ухом широкой евстахиевой трубой. Вся эта система действует как фильтр, усиливая одни спектральные составляющие звуки и резко ослабляя другие. У прудовой лягушки при закрытой ротовой полости резонанс этой системы соответствовал диапазону 1.5—2.0 кГц (Pinder, Palmer, 1983). Высокочастотная граница, обусловленная массой барабанной перепонки и слуховых косточек, для большинства видов составляет 3—4 кГц.

Вследствие существования прямой акустической связи между барабанными перепонками их нельзя рассматривать в качестве

чистых приемников давления. В результате амплитуда колебаний при равном звуковом давлении может зависеть от направления прихода звука. По мнению некоторых авторов (Feng, Shofner, 1981), эта физическая особенность приема может использоваться для целей локализации источника, однако прямых доказательств функционирования этого механизма пока не получено.

Частотный диапазон звуков, воспринимаемых бесхвостыми, определяется, однако, не только механическими свойствами прием-

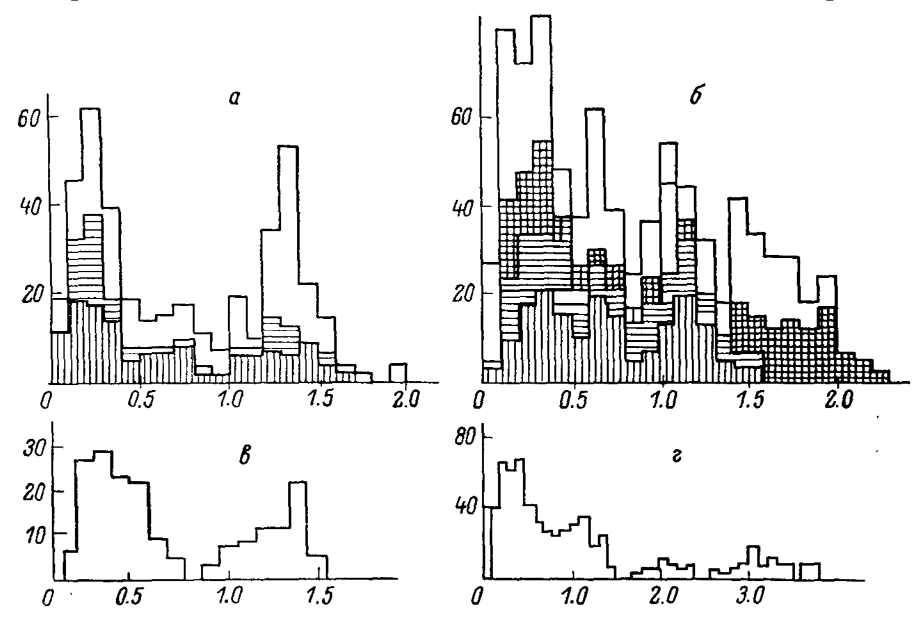


Рис. 77. Распределение волокон слухового нерва бесхвостых амфибий по значениям оптимальных частот.

По оси ординат — число волокон; *по оси абсцисс* — оптимальная частота, кГц. *а* — лягушка-бык (*Rana catesbeiana*) (*вертикальная штриховка* — по: Feng et al., 1975; *горизонтальная* — по: Shofner, Feng, 1981; без *штриховки* — по: Frishkopf et al., 1968); *б* — леопардовая лягушка (*Rana pipiens*) (*вертикальная штриховка* — по: Zakon, Capranica, 1981; *горизонтальная* — по: Megela, Capranica, 1982; *штриховка в клетку* — по: Feng, Shofner, 1981; *без штриховки* — по: Mudry et al., 1977); *в* — лопатоног (*Scaphiopus couchi*) (по: Capranica, Moffat, 1975); *г* — зеленая древесная лягушка (*Hyla cinerea*) (по: Ehret, Capranica, 1980).

ника, но и особенностями организации рецепторных структур. Диапазоны, воспринимаемые саккулюсом, амфибиальным и базилярным сосочком, не совпадают, а в некоторых случаях, по-видимому, даже не перекрываются. Саккулюс чувствителен к низким звуковым частотам, верхняя граница частот, возбуждающих рецепторные клетки амфибиального сосочка, соответствует 1.0—1.5 кГц, наконец, оптимум чувствительности базилярного сосочка лежит в более высокочастотной области, которая может быть различной у разных видов. Такая организация рецепторных структур, наряду с резонансными характеристиками приемника, влечет за собой резкую неравномерность распределения волокон слухо-

вого нерва по оптимальным частотам. На рис. 77 приведены эти распределения для четырех видов бесхвостых амфибий. Распределения получены в условиях стимуляции одного ипсилатерального уха через телефон и звукопровод. В этих условиях резонансные характеристики приемника, обусловленные главным образом взаимодействием сигналов с двух сторон барабанной перепонки, почти не проявляются. У лягушки-быка (*Rana catesbeiana*) на указанных распределениях можно выделить три частотные области, в которых относительное число волокон увеличено: 0.2—0.4, 0.6—0.8 и 1.2—1.6 кГц. Возможно, что это соответствует оптимумам частот ростральной части амфибиального сосочка, его же каудальной части и базилярного сосочка. Отметим, однако, что данные разных работ существенно различаются (рис. 77, *а*).

Еще большие различия обнаруживаются при анализе данных, полученных на леопардовой лягушке (*Rana pipiens*) (рис. 77, *б*). Суммарная гистограмма имеет четыре пика, хотя на распределениях, приведенных в каждой отдельной работе, их обычно три. Ни у лягушки-быка, ни у леопардовой лягушки не выявлялось диапазонов внутри области слышимости, на которые не было бы настроено ни одно волокно. Более четко пики распределения разделены у древесных лягушек (рис. 77, *в*) и у сравнительно примитивной роющей амфибии — лопатонога (рис. 77, *в*). В этих распределениях существуют промежуточные диапазоны, на которые не настроено ни одно волокно.

У многих видов максимумы распределения волокон по оптимальным частотам примерно соответствуют максимумам спектра видового коммуникационного сигнала. Чаще такое соответствие выявляется только для одного из пиков распределения, но иногда даже для двух (Feng et al., 1975). Иногда территориально разделенные популяции одного вида отличаются положением максимума спектра коммуникационного сигнала. Для одного вида древесных лягушек в этой ситуации обнаружилось и смещение максимума распределения волокон по оптимальным частотам (Capranica et al., 1973). У другого вида спектральный максимум голоса самца соответствовал пику распределения волокон слухового нерва для самок, но не для самцов. В результате чувствительность к брачному крику у самок оказалась гораздо выше, чем у самцов (Wilczinski et al., 1984).

Надо заметить, что физика механизмов согласования приема и излучения может оказаться довольно простой, так как частотные характеристики обоих процессов определяются прежде всего свойствами ротовой полости. Популяционные различия при этом могут объясняться просто различиями в размерах. Во втором случае резонансная частота звука, излучаемого самцом вследствие раздувания голосового мешка, может быть ниже той, которая соответствует параметрам его ротовой полости в норме. В то же время эта частота может соответствовать приемной резонансной частоте для самки, размеры которых в среднем существенно больше.

Корреляция спектральных характеристик излучающих и приемных устройств несомненно облегчает обнаружение видоспецифических сигналов. Однако этот механизм не может, конечно, исчерпывать функциональные специализации слуховой системы, как это предполагалось некоторыми авторами (Capranica, 1977). Анализ звуковых сигналов осуществляется бесхвостыми амфибиями со значительно большей подробностью, чем это требуется для функционирования так называемого периферического сенсорного фильтра. Частотная избирательность реакции волокон слухового нерва бесхвостых амфибий является примерно такой же, как и у млекопитающих в частотном диапазоне ниже 1.5—2.0 кГц (Feng et al., 1975). Доказано существование тонотопической организации амфибиального сосочка, обусловленной изменением толщины текториальной мембраны (Lewis et al., 1982). В базилярном сосочке различия в частотной настройке могут определяться разницей натяжения веерообразной мембраны, прикрепленной к вершине волосковых клеток. Наконец, в саккулюсе частотная избирательность клеток определяется настройкой их электрических параметров (Lewis, Hudspeth, 1983). Таким образом, у амфибий одновременно реализуются разные способы частотного анализа звуков элементами внутреннего уха. Заметим, что у рыб, хотя оптимальные частоты разных волокон могут быть различны, их пространственная упорядоченность не доказана. Отсутствуют данные и о существовании у рыб электрической настройки волосковых клеток. Поэтому возможно, что два важнейших механизма спектрального анализа сигнала на периферии органа слуха впервые возникают именно у амфибий.

Нейроны второго порядка, расположенные у бесхвостых в дорсальном ядре продолговатого мозга, по своим характеристикам близки к волокнам слухового нерва (Fuzessery, Feng, 1981; Бибиков, Калинкина, 1982). Однако в этих клетках можно выявить некоторое увеличение постоянной времени суммации, усиление рефрактерных свойств и степени выраженности тормозных влияний. Если в слуховом нерве торможение вызывают только сигналы с частотой выше оптимальной, то в дорсальном ядре озерной лягушки наблюдалось и торможение низкочастотными тонами. Заметим, что в этом случае роль тормозных процессов не сводится только к сужению частотной области реакции. Другая важная функция этого процесса состоит в увеличении динамического диапазона, в котором легко выделяются малые изменения амплитуды. Эффект достигается за счет различия временнóго течения возбуждающих и тормозных процессов (Бибиков, 1983). Выделение амплитудных изменений за счет латерального торможения присуще, по-видимому, и млекопитающим.

Верхняя частотная граница воспроизведения колебаний амплитуды нейронами дорсального ядра озерной лягушки составляет около 0.3 кГц и определяется постоянной времени интегрирования на мембране нейрона (Бибиков, Калинкина, 1982).

Нейроны верхнеоливарного комплекса бесхвостых амфибий

возбуждаются обычно контралатеральными сигналами, что соответствует комиссуральным связям с дорсальными ядрами через арочные волокна. По степени частотной избирательности и временны́м свойствам нейроны верхних олив напоминают более периферические нейронные элементы. Интересные отличия выявляются при анализе реакции на амплитудно-модулированные тоны. У оливарных нейронов озерной лягушки частотная характеристика по огибающей, полученная при изучении реакций на тоны с синусоидальной модуляцией, обычно имеет выраженный максимум в области частот модуляции 50—150 Гц. Та же избирательность выявляется и при анализе корреляционных функций между импульсной активностью нейрона и шумом, используемым для модуляции тональной несущей (Бибиков, 1983). Период колебаний такой функции соответствует величине, обратной частоте максимума передаточной характеристики по огибающей. Заметим, что коммуникационные сигналы озерной лягушки не имеют периодичности в диапазоне 50—150 Гц. На наш взгляд, эти данные свидетельствуют против концепции об узкой специализации слуховой системы низших позвоночных только на восприятие видовых коммуникационных сигналов.

По ходу боковой петли ануран встречаются группы клеток, которые можно сопоставить с ядрами боковой петли млекопитающих. Судя по нашим предварительным данным, у озерной лягушки нейроны этих групп возбуждаются контралатеральными сигналами, обладают тоническим типом разряда и весьма чувствительны к малым изменениям амплитуды тональных сигналов.

Слуховой центр среднего мозга амфибий — полукружный торус — представляет собой довольно сложное образование, состоящее из нескольких отдельных ядер. Пространственная упорядоченность расположения нейронов основного ядра торуса (Бибиков, Сорока, 1979) предполагает возможность существования в нем тонотопической организации, хотя малые размеры структуры затрудняют ее изучение. Как у жаб (Mohneke, 1983), так и у лягушек (Pettigrew et al., 1981) низкочастотные нейроны чаще обнаруживаются каудально, а высокочастотные более рострально, а иногда латерально.

Хотя у некоторых клеток торуса частотная избирательность реакции весьма высока, в среднем диапазон частот, возбуждающих нейрон, на этом уровне шире, чем на периферии. Тормозные области, ограничивающие область возбуждения, наблюдаются как с высокочастотной, так и с низкочастотной стороны от оптимальной частоты нейрона. При этом у высокочастотных клеток обычно сильнее выражена низкочастотная тормозная область и, наоборот, низкочастотные нейроны обычно тормозятся тонами высоких частот (Fuzessery, Feng, 1982). Воспроизведения частоты несущей в частоте импульсации нейронов торуса не наблюдали.

По сравнению с нижележащими отделами слухового пути в торусе радикально меняются временны́е характеристики нейрональных реакций. По крайней мере для животных, не находя-

щихся на фоне гормональной стимуляции, средняя частота импульсации нейронов торуса гораздо ниже, чем на периферии. Частота спонтанной активности редко превышает несколько импульсов в секунду. Реакция на тоны весьма разнообразна по своему временнóму течению. Встречаются клетки, способные к длительному интегрированию входного воздействия, но не менее распространены и дифференцирующие свойства.

Несомненно, что акустические сигналы вызывают в нейронах торуса не только возбуждающие, но и тормозные процессы. Однако вследствие слабости спонтанной активности для их выявления приходится применять специальные методические приемы. Эффективной оказалась для этих целей методика получения функций корреляции между случайной последовательностью звуковых щелчков и импульсной активностью нейрона. В дорсальных ядрах и верхних оливах такие функции обладают одним максимумом, соответствующим задержке импульсной реакции относительно появления щелчка. В нейронах торуса на этой функции после максимума обычно следует участок сниженных значений функции корреляции, который отражает длительное подавление активности нейрона после реакции на щелчок (Бибиков, 1981). Если вместо щелчков использовать короткие (10 мс) тональные отрезки, длительность торможения еще более возрастает.

Роль тормозных процессов ярко проявляется и при исследовании реакций нейронов торуса травяной лягушки на широкополосные шумовые сигналы (Eggermont et al., 1983). Для выявления частотно-временны́х сегментов сигнала, вызывающих ответ нейрона, спектр поступающего шума регистрировался каждые 5 или 10 мс. Такие спектры запоминались последовательно в порядке их предшествования моменту появления импульсного разряда в исследуемом нейроне. Значения каждого из спектральных отсчетов в определенном интервале (например, 25—20 мс до появления импульса) суммировались для всех импульсов. В результате получали спектрально-временнóе описание сигнала, оптимального для появления импульсной реакции нейрона. Применение описанного метода подтвердило наличие у многих клеток торуса тормозных зон и тормозного последействия. Сколь-нибудь убедительного соответствия частотно-временны́х параметров выделяемых нейронами сегментов шума с параметрами коммуникационных сигналов травяной лягушки выявить этим методом не удается.

Полукружный торус бесхвостых амфибий является важным центром бинаурального взаимодействия. Как и в задних холмах млекопитающих, почти все нейроны этого образования возбуждаются контралатеральными звуками. Ипсилатеральные сигналы оказывают либо возбуждающее (ВВ-нейроны), либо тормозное (ВТ-нейроны) воздействие. ВТ-нейроны чувствительны к интерауральной разности интенсивностей, причем оптимальное повышение уровня ипсилатерального сигнала обычно приводит к быстрому прекращению реакции. Наиболее крутой участок этой зависимости, как правило, соответствует примерному равенству уровней

на двух слуховых органах, т. е. диапазону, еально существующему в звуковом поле. У некоторых клеток кривая зависимости числа импульсов в реакции от интерауральной разности интенсивностей остается практически неизменной при значительных изменениях общего уровня сигнала (рис. 78, *а*) (Бибиков, 1974а).

Нейроны ВВ- и ВТ-типов, чувствительные к интерауральным временны́м различиям, были описаны в полукружном торусе озерной лягушки (Бибиков, 1977). Реакция таких клеток циклически изменяется при интерауральном сдвиге фазы низкочастотного (до 0.8—1.0 кГц) тонального сигнала. Сдвиг фазы не только

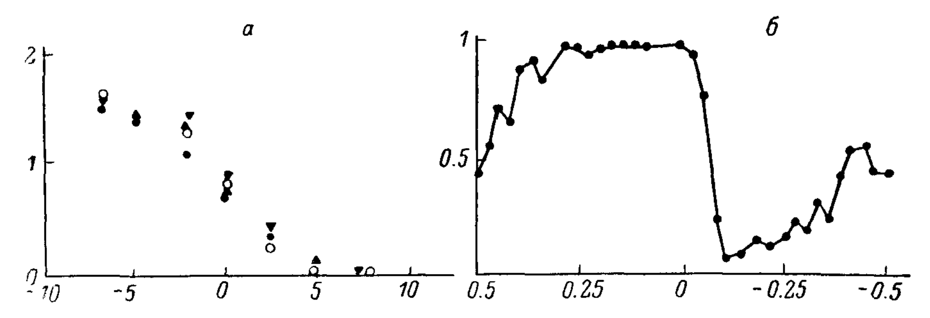


Рис. 78. Бинауральные характеристики нейронов торуса озерной лягушки.

а — зависимость числа импульсов в реакции нейрона (*ось ординат*) от интерауральной разности интенсивностей (*ось абсцисс*, дБ) (*положительные значения* соответствуют превышению уровня ипсилатерального сигнала, *разные обозначения* соответствуют различным суммарным уровням сигнала) (по: Бибиков, 1974а); *б* — зависимость вероятности реакции другого нейрона (*ось ординат*) от интерауральной задержки (*ось абсцисс*, мс) (*положительные значения* соответствуют опережению ипсилатерального сигнала) (по: Бибиков, 1977).

влияет на среднее число импульсов в реакции, но может приводить к полному преобразованию характера импульсации. Так, клетка, при оптимальном значении интерауральной фазы реагирующая тоническим разрядом, при другом значении этого параметра может давать только фазный ответ на наличие сигнала. В диапазоне малых временны́х задержек для ВТ-нейронов характерны усиление реакции при опережении контралатерального сигнала и ее ослабление в тех случаях, когда контралатеральный сигнал оказывается задержанным. Эта зависимость может быть резкой. Для нейрона, реакция которого иллюстрируется рис. 78, *б*, возрастание контралатеральной задержки от 20 до 100 мкс приводит к уменьшению вероятности ответа от 0.8 до 0.2. Среди ВВ-нейронов можно обнаружить примеры других зависимостей реакции от интерауральной задержки. В частности, были описаны клетки с четким экстремумом реакции в районе нулевой интерауральной задержки (Бибиков, 1977).

Высокая чувствительность нейронов торуса к изменению бинауральных параметров хорошо согласуется с локализационными способностями этих животных, выявленными в поведенческих экспериментах (Feng et al., 1976). Обращает на себя внимание тот

факт, что, несмотря на специфику периферических слуховых структур, нейронные механизмы локализации у амфибий оказываются принципиально такими же, как и у млекопитающих.

Рассмотрим теперь, каким образом в слуховом центре среднего мозга кодируются признаки коммуникационных видовых сигналов. Прямое изучение реакции на брачные и территориальные крики разных видов проводилось для травяной и озерной лягушек (Walkowiak, 1980). В среднем по большой совокупности клеток можно сделать вывод о явном предпочтении собственных видовых коммуникационных сигналов. Однако встречались клетки, наиболее эффективно реагирующие на коммуникационные сигналы других видов или на какие-либо искусственные стимулы (щелчки, тоны).

Можно подойти к проблеме несколько иначе, исследуя механизмы кодирования не самого сигнала, а его отдельных признаков. Так, брачный крик травяной лягушки состоит из серии пульсов с периодом следования 20—30 имп./с и частотой заполнения около 0.4 кГц. Оптимальные частоты нейронов торуса распределены в диапазоне 0.1—2.0 кГц с незначительными пиками в районе 0.4 и 1.2 кГц (рис. 79, *а*). Многие клетки резко усиливают свою реакцию при определенном периоде последовательности коротких тональных сигналов (Walkowiak, 1984) (рис. 79, *б*). При периоде следования, характерном для брачного крика, реакция зависит от скважности последовательности (отношение периода к длительности пульса). Как правило, максимум этой зависимости соответствует скважности, наблюдающейся в реальном сигнале (рис. 79, *в*). Отметим, однако, что далеко не у всех клеток максимум зависимости величины реакции от периода следования пульсов приходится на диапазон 20—30 имп./с (рис. 79, *г*).

У озерной лягушки также наблюдается определенная корреляция спектрального состава основного территориального крика и распределения нейронов торуса по оптимальным частотам (Бибиков, 1971б) (рис. 80, *а*).

По сравнению с травяной лягушкой оптимум реакции по частоте следования у озерной лягушки смещен для большинства клеток в низкочастотную сторону, что вполне соответствует параметрам сигнала (рис. 80, *б*). Зависимость реакции нейрона торуса от скважности обычно также имеет максимум в требуемом диапазоне (рис. 80, *в*). Зависимость, иллюстрированная рис. 80, *в*, примечательна тем, что отпимальное значение скважности не зависит от уровня сигнала. Эта особенность встречается не у всех клеток.

Распределение нейронов по оптимальным периодам следования существенно шире диапазона изменений этого параметра в реальных сигналах (рис. 80, *г*).

У озерной лягушки имеются специализированные нейроны, реакция которых улучшается при малых длительностях тонального сигнала независимо от периода его предъявления. Можно допустить, что эта популяция выделяет краткие звуки, свидетель-

ствующие о возможной опасности. Некоторые коммуникационные сигналы этого вида имеют малую длительность.

В территориальном сигнале озерной лягушки, так же как и в брачном крике лягушки-быка, можно выделить два спектральных максимума. В духе гипотезы периферического спектрального

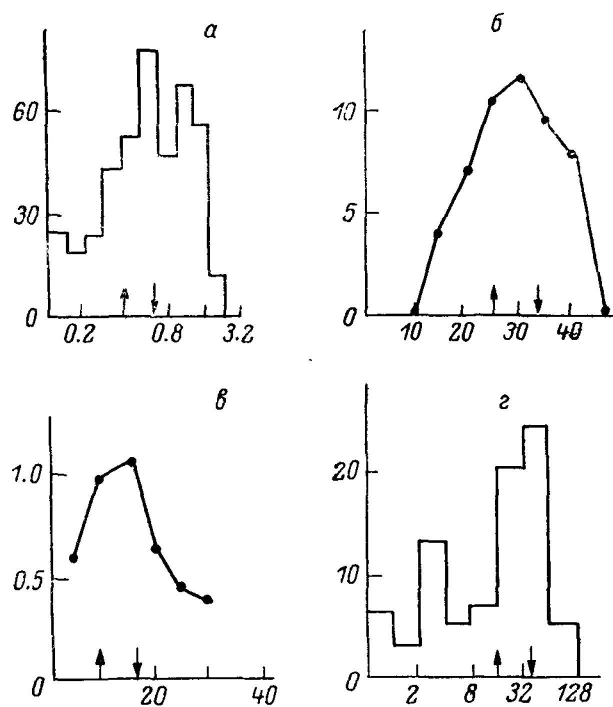


Рис. 79. Характеристики нейронов торуса травяной лягушки.

а — распределение нейронов (*ось ординат*) по оптимальным частотам несущей (*ось абсцисс*, кГц) (по: Бибиков, 1974б; Walkowiak, 1984); *б* — зависимость реакции нейрона от частоты следования тональных отрезков длительностью 10 мс (*по оси ординат* — число импульсов на сигнал 0.5 с) (по: Walkowiak, 1984); *в* — зависимость реакции нейрона от длительности отрезков при частоте следования 25 отр./с; *г* — распределение нейронов (*ось ординат*) по оптимальным частотам следования отрезков (*ось абсцисс*, 1/с) (по: Walkowiak, 1984). *Интервал между стрелками на оси абсцисс* соответствует диапазону параметра, наиболее характерному для видового коммуникационного сигнала.

фильтра следовало бы считать, что все или по крайней мере большинство нейронов торуса должны отвечать исключительно при предъявлении двух спектральных компонент брачного крика. На самом деле в основном ядре торуса лягушки-быка или озерной лягушки такого резкого предпочтения обнаружено не было. Больше того, наличие тормозных зон часто приводит к тому, что реакция на пáру тонов оказывается меньше, чем на один из них (Fuzessery, Feng, 1982).

Экспериментальный материал, характеризующий свойства высших отделов слуховой системы бесхвостых амфибий, весьма ограничен. При регистрации суммарных потенциалов в промежуточном

(Mudry et al., 1977) и в переднем (Mudry, Capranica, 1980) мозге леопардовой лягушки отмечалось усиление реакции при замене одного тона парой. Так как бимодальность спектра наблюдается в брачном крике данного вида амфибий, авторы рассматривают эффект как проявление детекторных механизмов выделения коммуникационного сигнала. Не исключая такой интерпретации, хотелось бы указать на некоторые неясности, затрудняющие одно-

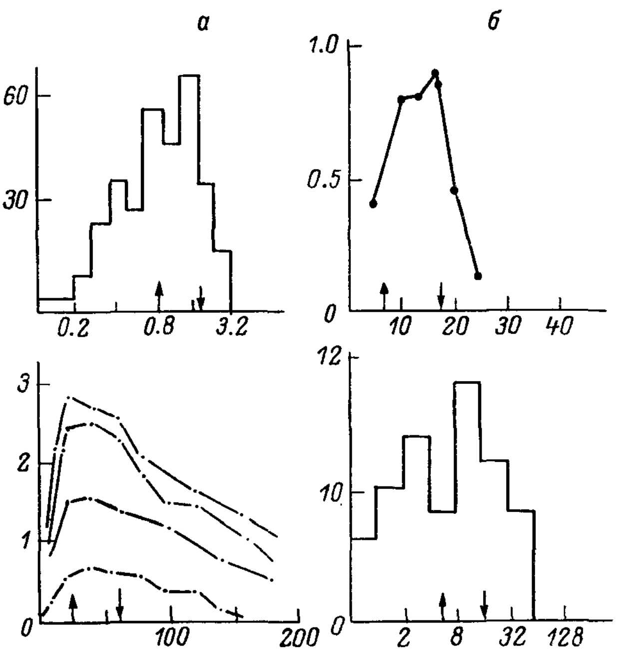


Рис. 80. Характеристики нейронов полукружного торуса озерной лягушки.

а — распределение нейронов (*ось ординат*) по оптимальным частотам несущей (*ось абсцисс*) (по: Бибиков, 1971б); *б* — зависимость реакции нейрона от частоты модуляции (*по оси ординат* — число импульсов на период модуляции) (по: Бибиков, Городецкая, 1980); *в* — зависимость реакции нейрона от длительности отрезков при частоте следования 5 отр./с (*по оси ординат* — число импульсов на отрезок; *цифры* указывают уровень звукового давления); *г* — распределение нейронов (*ось ординат*) по оптимальным частотам следования отрезков длительностью 20 мс (*ось абсцисс*, имп./с) (по: Бибиков, 1971а). *Стрелки* — см. рис. 79.

значную трактовку приведенных данных. Значения частот пары тонов, вызывающих оптимальный ответ, не совпадают с максимумами брачного крика леопардовой лягушки (Mudry et al., 1977). Даже при действии пары тонов ответ прекращается после нескольких последовательных предъявлений.

Регистрация реакций на звуковые сигналы в нейронах центральных отделов головного мозга лягушки оказалась довольно сложной задачей. У озерной лягушки даже при подаче в качестве поискового сигнала видового брачного крика активность нейронов промежуточного мозга оказалась весьма неустойчивой. У леопардовой лягушки был описан только один таламический нейрон,

стационарно реагирующий на звуковые сигналы (Fuzessery, Feng, 1983). Весьма вероятно, что активность клеток рассматриваемых отделов слухового пути зависит от некоторых регуляторных влияний, определяемых, возможно, не только нейронными но, например, и гуморальными входами.

Роль факторов не чисто нейронного происхождения ярко проявилась при изучении клеточных элементов, расположенных в преоптическом ядре между передним и промежуточным мозгом (Urano, Gorbman, 1981). Здесь были обнаружены клетки, реагирующие некоторым повышением плотности импульсации как на видовой брачный крик, так и на некоторые синтетические сигналы. Наиболее удивительной чертой их реакции являлась величина латентного периода, составляющая от нескольких секунд до нескольких минут. Такие значения задержек реакции заставляют допустить, что звук вызывает сложные системные изменения организма, включающие и гормональные этапы. Результатом этих процессов вновь оказывается возбуждение определенной нейронной популяции. Однако теперь импульсная активность, по-видимому, уже непосредственно связана с осуществлением моторной реакции — в данном случае ответной вокализации. Напомним, что этот поведенческий акт может быть вызван электрической стимуляцией именно преоптических ядер. Как и следовало ожидать при подобной интерпретации, слуховая активность клеток преоптического ядра зависит от гормонального статуса животного (Urano, Gorbman, 1981). Рассматриваемые данные лучше других позволяют ощутить реальность экспериментального анализа всей сложной цепи, начинающейся с восприятия внешнего стимула и приводящей к формированию конкретной поведенческой реакции организма.

РЕПТИЛИИ

Звукоизлучение и звуковосприятие. Вопросы, связанные с акустическим поведением рептилий, разработаны весьма слабо. Звукоизлучение наблюдали у нескольких видов гекконов (*Alsophylax pipiens*, *Alsophylax loricatus*, *Ptyodactylus hasselquistii*), крики которых имеют характер негромких писков. Примерно такие же звуки излучают песочные ящерицы из рода *Psanmodromus*. Очень громкие сигналы издают во время брачного периода самцы мексиканского аллигатора. Сигнал используется для связи на весьма далекие расстояния, причем самка нередко отвечает на призывный крик ответным сигналом. Хорошо известна трещотка американских гремучих змей из родов *Sistrulus* и *Crotalus*. Эта специализированная структура, находящаяся на заднем конце тела змеи, по-видимому, служит не только для отпугивания, но и для видовой коммуникации. Большинство видов рептилий, не излучающих специальных коммуникационных звуков, между тем издают негромкие акустические сигналы в процессе осуществления обычных физиологических функций: движения, питания и т. д. Сигналы эти могут восприниматься особями того же и

симпатрических видов. Хотелось бы особо подчеркнуть, что отсутствие громких коммуникационных сигналов далеко не всегда свидетельствует о слабом развитии слуха у данного вида. Среди низших позвоночных, да и в других группах животных, легко найти примеры, опровергающие такой вывод. Более того, в некоторых случаях отмечается обратная тенденция: напомним, например, что рыба-жаба, излучающая наиболее громкие звуки, по-видимому, имеет весьма слабые слуховые способности (рис. 72).

Исследование поведенческих реакций на звуковые сигналы у рептилий проводилось главным образом в 30—50-е годы с применением, как правило, неконтролируемых звуковых стимулов (см.: Васильев, 1975).

На черепахах рода *Pseudemus* аудиограмма была получена с контролируемыми параметрами звуковых сигналов и ответных реакций. Используя болевое подкрепление, после нескольких сотен сочетаний удалось выработать генерализованный рефлекс на звук, заключающийся во втягивании головы в панцирь (Patterson, 1966). Наинизшие пороги наблюдались на частотах 0.2—0.6 кГц и составляли около 40 дБ уровня звукового давления. На частотах 0.02 кГц и 1.0 кГц пороги повышались до 100 дБ.

У каролинской коробчатой черепахи (*Terrapen carolina*) удалось наблюдать локационное поведение в У-образном лабиринте. Проход, в котором звучал сигнал, вел к темному и влажному убежищу, в то время как в другом проходе животное ожидал яркий свет. После 200 попыток удалось получить достоверное предпочтение нужного поворота, хотя вероятность правильного выбора едва превышала 60 % (Lenhardt, 1981).

Морфология слуховой системы. Хотя некоторые группы рептилий утеряли важные элементы наружного уха, у большинства этих животных периферические отделы слухового анализатора весьма хорошо развиты. В отличие от земноводных барабанная перепонка рептилий обычно ограждена от внешних воздействий наружным слуховым проходом и имеет малую толщину. Слуховая косточка присоединяется к перепонке не непосредственно, а через систему костных и хрящевых выростов экстраколумеллы. Некоторые из этих выростов снабжены специальными мышцами, которые могут менять эффективность передачи звуков в жидкие среды внутреннего уха. Соотношение площадей барабанной перепонки и стремячка близко к 30—50, т. е. к оптимальному (Wever, 1978). Так как экстраколумелла обычно присоединена не к самому центру перепонки, то система действует и как рычаг, уменьшающий амплитуду, но увеличивающий силу воздействия.

Рецепторный слуховой эпителий рептилий располагается в базилярном сосочке (рис. 81). У крокодилов он имеет большую длину и обладает тонкой эластичной базилярной мембраной. Волосковые клетки обычно находятся на мембране, однако пространственная организация клеток с разной ориентацией киноцилий, типы покровных мембран, способы их крепления к костной стенке и к волоскам — все эти особенности различаются у разных се-

мейств, родов и даже видов. Отметим, что высокоразвитые рептилии — крокодилы и животные, близкие к предполагаемым предшественникам рептилий, — черепахи отличаются одинаковой ориентацией волосков по всему базилярному сосочку (Wever, 1978). У черепахи на широкой и короткой мембране клетки расположены довольно редко, а у крокодилов вдоль длинной мембраны идут два плотно упакованных слоя рецепторных клеток. Некоторые исследователи сопоставляют эти два слоя с внутренними и внешними волосковыми клетками млекопитающих (Leake, 1977). У ящериц зона с однонаправленным расположением киноцилий занимает обычно только часть мембраны. Сложная пространственная организация клеток с разной ориентацией в остальных частях базилярного сосочка является строго видоспецифической.

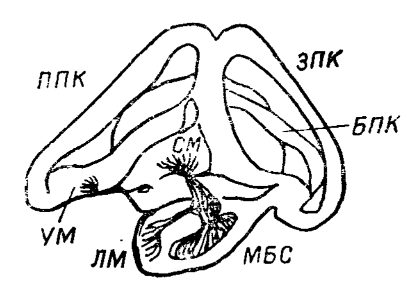


Рис. 81. Схема лабиринта ящерицы (вид с медиальной стороны) (по: Henson, 1974).

ППК — передний полукружный канал; *ЗПК* — задний полукружный канал; *БПК* — боковой полукружный канал; *УМ* — утрикулярная макула; *СМ* — саккулярная макула; *ЛМ* — лагенарная макула; *МБС* — макула базилярного сосочка.

Покровная мембрана часто образует массивные утолщения, как бы фиксирующие волоски, но у других видов волоски могут вовсе не соприкасаться с покровной мембраной.

Как и у других позвоночных, первичные слуховые нейроны рептилий представляют собой биполярные клетки, аксоны которых идут в дорсоростральную область продолговатого мозга. В кохлеарном комплексе рептилий выделяют угловое, крупноклеточное, а иногда еще крупноклеточное латеральное ядро. Комплекс верхних олив также подразделяют на два—три ядра, выделяя, в частности, ядро трапециевидного тела (Foster, Hall, 1978). У крокодилов и некоторых других рептилий формируется ламинарное слуховое ядро продолговатого мозга. Упорядоченно расположенные клетки этого образования слухового пути получают пространственно организованные проекции от кохлеарных ядер обеих сторон мозга. Ламинарное ядро крокодилов, так же как и гомологичное ядро птиц, напоминает по своему строению медиальное ядро верхней оливы млекопитающих и, вероятнее всего, специализировано для целей бинаурального сравнения звуков.

По ходу боковой петли у рептилий находят клетки, которые, как и у амфибий, могут рассматриваться в качестве предшественников ядер боковой петли. Однако большинство волокон, не переключаясь, поступает в слуховой центр среднего мозга, который, как и у других низших позвоночных, называется полукружным торусом.

Из полукружного торуса слуховой путь следует в медиальное ядро дорсального таламуса, которое иногда называют nucleus reunens. Далее через латеральный пучок переднего мозга слуховые волокна направляются в стриатум. Другой пучок следует в слуховой центр дорсального вентрикулярного края, расположенный в его медиальных ядрах (Белехова и др., 1983; Bruse, Butler, 1984).

Грубая схема строения слухового пути рептилий напоминает структуру слухового пути рыб и в особенности бесхвостых амфибий. Выделим основные отличия, присущие большинству рептилий с хорошо развитым слухом. В комплексе кохлеарных ядер у рептилий выделяется крупноклеточное ядро, нейроны которого могут отличаться высокой эффективностью связей с афферентными волокнами слухового нерва, напоминая в этом отношении клетки переднего вентрального кохлеарного ядра млекопитающих. У крокодилов обособляется ламинарное ядро, хорошо развитое у птиц и, по-видимому, специализированное для целей бинаурального анализа. Слуховой центр промежуточного мозга у рептилий более четко выражен и имеет более мощные связи с нижележащими центрами, чем это характерно для бесхвостых. То же, но еще в большей степени, касается слуховых центров переднего мозга.

Физиология слуховой системы. У большинства групп рептилий, за исключением змей и некоторых видов роющих, внешнее ухо и среднее ухо являются вполне эффективными приемниками акустических колебаний воздуха. На рис. 82 приведены частотные передаточные характеристики среднего уха двух видов ящериц и одного вида млекопитающих — домашней кошки. Кривые получены при уровне звукового давления в 100 дБ и показывают амплитуду смещений стремячка. Видно, что до частоты 2.0 кГц чувствительность звуковых приемников рептилий и млекопитающих может быть примерно одинаковой, но на более высоких частотах преимущества млекопитающих становятся весьма заметными. Несмотря на это, гекконы, например, способны воспринимать звуки в частотном диапазоне до 10 кГц. В отличие от бесхвостых амфибий слуховые приемники ящериц, как и млекопитающих, осуществляют низкочастотную фильтрацию сигнала без резкого максимума, обусловленного резонансом ротовой полости.

Механизмы частотного анализа во внутреннем ухе у разных систематических групп рептилий совершенно различны. У крокодилов, отличающихся очень большой длиной базилярного сосочка, по-видимому, функционирует механизм так называемой бегущей волны, максимум которой закономерно смещается при изменении частоты звука (Smolder, Klinke, 1981). У аллигаторной ящерицы (*Gerrhonotus multicarin*) в дорсальной части сосочка, где отсутствует текториальная мембрана, частотная настройка определяется длиной волосков рецепторных клеток. Эта длина закономерно возрастает в вентральном направлении от 12 до 32 мкм. Параллельно с этим оптимальная частота волокон слухового нерва, связанных с соответствующим местом сосочка, падает с 2.5

до 1.2 кГц (Holton, Hudspeth, 1983). В вентральном отделе сосочка, где длины волосков рецепторных клеток одинаковы, имеется текториальная мембрана. Волокна, отходящие от этой области, также тонотопически организованы, вероятно, вследствие пространственного изменения параметров текториальной мембраны. Базилярная мембрана этой ящерицы колеблется как единое целое и, по-видимому, не участвует в частотном анализе.

У черепахи (*Pseudemus scripta*) базилярная мембрана также не способна трансформировать частоту воздействия в простран-

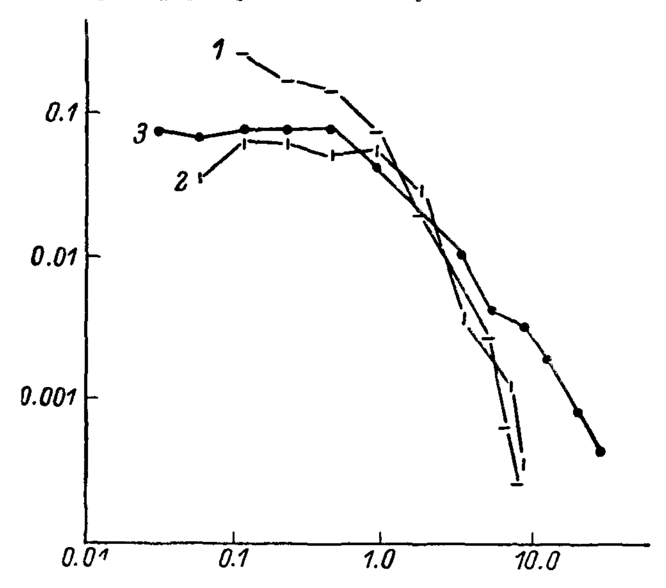


Рис. 82. Амплитуда смещения стремячка (*ось ординат*, мкм) в зависимости от частоты (*ось абсцисс*, кГц) для геккона (*1*), песчаной ящерицы (*2*) и кошки (*3*) при действии воздушного звука с уровнем звукового давления 100 дБ (по: Johnstone, Taylor, 1971).

ственную координату. В этом случае частотный анализ сигнала осуществляется путем электрической настройки самих волосковых клеток (Fettiplace, Crawford, 1980). Резонанс осуществляется, вероятно, вследствие интегрирования на мембране и дифференцирования, обусловленного зависимостью ионной проницаемости от мембранного потенциала. Весьма вероятно, что этот же принцип реализуется и у геккона-токи (Eatock et al., 1981). Напомним, что электрический резонанс волосковых клеток обнаружен также в саккулюсе амфибий и в базилярном сосочке некоторых птиц (Тёмчин, 1980; Lewis, Hudspeth, 1983).

Несмотря на столь значительное разнообразие механизмов периферического анализа, свойства волокон слухового нерва различных рептилий довольно схожи. Частота спонтанной активности варьирует даже в одинаковых условиях и у одного животного от единиц герц до сотни герц. У многих видов интервалы

этой активности распределены случайно, однако у видов с электрической настройкой рецепторных клеток интервалы оказываются равными или кратными периоду тона оптимальной частоты. Частотная избирательность реакции волокон слухового нерва ящериц и каймана в диапазоне частот до 2—3 кГц не только не уступает, но, по-видимому, даже превосходит то, что известно для млекопитающих (Klinke, Pause, 1980; Eatock et al., 1981). Отрезки тональных сигналов обычно вызывают тоническую реакцию волокон слухового нерва рептилий, хотя у гекконов иногда наблюдали on- или даже on—off-ответ (Eatock et al., 1981). Способность к воспроизведению формы звуковой волны среди рептилий развита лишь немного лучше, чем у амфибий, хотя у каймана синхронизацию реакции с несущей частотой наблюдали вплоть до частот 1.5—2.0 кГц (Klinke, Pause, 1980).

Реакция на видоспецифический коммуникационный сигнал описана только для нескольких волокон слухового нерва геккона-токи (Eatock et al., 1981). Так как сигнал является широкополосным, ответ возникает у большинства исследованных волокон, причем его характеристики мало зависят от оптимальной частоты волокна.

Реакцию волокон слухового нерва каймана исследовали при разных температурах области внутреннего уха (Smolder, Klinke, 1984). В диапазоне 13—35 °С средняя частота спонтанной импульсации монотонно и примерно линейно возрастала от нуля до уровня, значение которого могло достигать 100 имп./с. Оптимальная частота волокна в том же диапазоне температур могла увеличиться вдвое или даже втрое. Порог реакции на тон оптимальной частоты зависел от температуры немонотонно, с четко выраженным максимумом в районе 25—30 °С. Биоакустические наблюдения показывают, что спектр коммуникационного звукового сигнала каймана в диапазоне температур 15—35 °С остается практически неизменным (Garrick, Garrick, 1978). Таким образом, либо в этом случае кодирование сигнала по принципу места несущественно для опознания коммуникационного стимула, либо существуют специальные нейронные механизмы, обеспечивающие константность его восприятия. Напомним, что кайманы способны в определенных пределах стабилизировать температуру тела относительно окружения, а также то, что в описываемых экспериментах охлаждение осуществляли локально в области внутреннего уха.

У того же вида рептилий, отличающегося особенно сильным развитием слухового пути, была описана тонотопическая организация слуховых ядер продолговатого мозга. В ангулярном ядре оптимальные частоты возрастают в медиальном, дорсальном и каудальном направлениях, а в крупноклеточном ядре отмечено только медиально направленное нарастание частот. Ламинарное ядро, являющееся, по-видимому, гомологом медиального ядра верхних олив млекопитающих, содержит главным образом низкочастотные нейроны.

Тонотопическая организация сохраняется у каймана и в слу-

ховом центре среднего мозга. Так же как и у млекопитающих, оптимальные частоты повышаются при движении в вентральном направлении (Manley, 1971).

Постстимульные гистограммы реакции нейронов полукружного торуса гекконов при действии тональных отрезков отличаются значительным разнообразием (Manley, 1971) с преобладанием фазических, пачковых или паузных типов разряда. Косвенно это свидетельствует о наличии на этом уровне слуховой системы специализированных нейронных механизмов выделения признаков. Однако реакции нейронов торуса рептилий на сколь-нибудь сложные звуковые сигналы до сих пор не исследовались. Еще меньше мы знаем о механизмах обработки сигнала в промежуточном и переднем мозге этих животных. Нейроны nucleus reunens черепахи обладают слабой частотной избирательностью реакции и нередко проявляют признаки привыкания при действии даже редкой последовательности звуков (Хачунц и др., 1983). В слуховой зоне вентрикулярного края каймана отмечена немонотонность зависимости реакции нейронов от интенсивности воздействующих тональных отрезков (Weisbach, Schwartzkopff, 1967).

Подводя итоги анализу физиологических исследований слухового пути рептилий, мы должны констатировать почти полное отсутствие работ нейроэтологического плана, в которых нейронная активность сопоставлялась бы с особенностями звукоизлучения и поведения. Поэтому мы вынуждены ограничиться весьма общими заявлениями о том, что слуховая система наиболее развита у видов и групп, обладающих активной звуковой коммуникацией (гекконы, крокодилы), и что диапазоны звукоизлучения и приема в большинстве случаев неплохо согласованы. Дальнейшие исследования слуха рептилий несомненно выявят специализированные нейронные механизмы звукового анализа у этого интереснейшего в эволюционном отношении класса позвоночных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экспериментальные работы последних десятилетий в корне изменили сложившиеся представления о роли акустической коммуникации в жизни низших позвоночных. Еще недавно полагали, что слуховая система хорошо развита только у небольшого числа видов, причем даже у них служит довольно узким целям — главным образом обнаружению видового коммуникационного сигнала. В настоящее время начинает складываться впечатление, что все позвоночные воспринимают акустические сигналы и могут использовать звуковую связь в процессах территориального, пищевого и полового поведения. Весьма вероятно, что большинство позвоночных способно локализовать звуковой источник в пространстве.

Теперь этот результат представляется вполне естественным. В самом деле, связь посредством звуковых колебаний обладает рядом очень выгодных особенностей. В большинстве случаев

именно звук обеспечивает наибольшую дальность информационного взаимодействия. В режиме обнаружения слуховое восприятие на низких частотах обладает почти круговой диаграммой направленности. Эта особенность, которой лишено, например, зрение, очень важна для восприятия неожиданных событий: появления хищника, жертвы, а для животных, ведущих одиночный образ жизни, и особи своего вида. Таким образом, уже a priori пренебрежение акустическим каналом дистантной связи (включая и передачу звука через субстрат) должно было показаться странным.

Однако традиция недооценки роли слуховой сигнализации в поведении низших позвоночных проявляется и в настоящее время. Несмотря на резко усиливающиеся в последнее время темпы исследований, в наших знаниях сохраняются разительные пробелы. Практически ничего не известно об акустическом поведении и особенностях слуха у глубоководных рыб. Почти полностью отсутствуют поведенческие работы на такой большой и разнообразной группе животных, как пресмыкающиеся. В зачаточном состоянии находится электрофизиология центральных отделов слуховой системы рыб и рептилий.

В дальнейших исследованиях акустической коммуникации эти пробелы несомненно будут ликвидированы. Совершенно ясно, что основное внимание будет уделено комплексному нейроэтологическому подходу, сочетающему использование морфологических, физиологических и поведенческих методов. В качестве примера задач, которые можно решать только комплексно, укажем на изучение физиологических характеристик в процессе естественного поведения. У млекопитающих убедительно продемонстрирована пластичность нейронных реакций высших слуховых центров при решении поведенческих задач и просто в бодрствующем состоянии (Manley, Muller-Preus, 1978). Однако сложность мотивов, определяющих поведение этих животных, не позволяет пока выявить конкретное функциональное значение наблюдающихся перестроек. В этом отношении низшие позвоночные с более стереотипным поведением представляются весьма перспективным объектом исследования. Некоторые результаты позволяют предположить, что у этих животных возможно даже выявление морфологических изменений, сопровождающих такие адаптивные функциональные перестройки (Schmidt, 1982).

Другое перспективное направление связано с подробным морфологическим и нейрофизиологическим анализом процессов обработки сложных звуковых сигналов. Успехи, уже достигнутые на этом пути, позволяют рассчитывать на выявление и характеристику разнообразных путей, идущих от приемников звука через специализированные нейронные аппараты, обеспечивающие описание сигнала и выделение признаков, вплоть до мотонейронов, определяющих ответную реакцию. При этом, однако, необходимо иметь в виду, что число таких параллельных путей может быть довольно велико, причем большинство из них несомненно находятся под контролем входов из иных отделов мозга, не связанных

непосредственно с обработкой звукового сигнала. Весьма вероятно, что отдельные участки этой сложной цепи включают звенья гуморальной или какой-либо иной природы.

В заключение подчеркнем, что исследования акустической коммуникации позвоночных имеют не только научный интерес. Прежде всего они могут обосновать методические подходы к управлению поведением хозяйственно важных животных в процессах искусственного выращивания и отлова. Не менее важный аспект проблемы заключается в том, что анализ функционирования сенсорных систем низших позвоночных, позволяя выделить филогенетически древние системы мозга и особенности поведения, должен помочь в изучении происхождения и разработке методов лечения заболеваний нервной системы человека. Еще одно реальное практическое применение связано с использованием принципов кодирования и выделения признаков в слуховой системе животных при создании систем классификации сложных звуковых образов, и прежде всего слитной речи.

ЛИТЕРАТУРА

(*Альтман И. А., Бутусов М. М., Вайтулевич С. Ф., Соколов А. В.*) *Altman J. A., Butusov M. M., Vaitulevich S. F., Sokolov A. V.* Responses of the swimbladder of the carp to sound stimulation. — Hear. Res., 1984, vol. 14, p. 145—153.

Белехова М. Г., Жарская В. Д., Гайдаенко Г. В., Хачунц А. Ц. Связи таламического и тетэнцефалического центров слуховой системы черепах. — Арх. анат., 1983, т. 85, № 11, с. 33—42.

Бибиков Н. Г. Реакция на прерывистые тональные стимулы одиночных нейронов слуховой системы лягушки *Rana ridibunda*. — Журн. эволюц. физиол. и биохим., 1971а, т. 7, с. 178—185.

(*Бибиков Н. Г.*) *Bibikov N. G.* Responses of auditory neurons in the midbrain of the frog. — In: Proc. 7th Int. Cong. on Acoust. Budapest, 1971b, p. 549—552.

Бибиков Н. Г. Зависимость реакции бинауральных нейронов слуховой системы лягушки от интерауральной разности интенсивностей. — Физиол. журн., 1974а, т. 60, с. 724—732.

Бибиков Н. Г. Импульсная активность нейронов torus semicircularis лягушки *Rana temporaria*. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1974б, т. 10, с. 40—47.

Бибиков Н. Г. Зависимость реакций нейронов слухового центра среднего мозга лягушки от интерауральной разности фаз. — Физиол. журн., 1977, т. 63, с. 365—373.

Бибиков Н. Г. Кросскорреляционный анализ активности слуховых нейронов при действии звуковых щелчков. — Биофизика, 1981, т. 26, с. 339—345.

Бибиков Н. Г. Динамика возбудимости слуховых нейронов при действии тонов разных частот. — В кн.: Труды X Всесоюз. акуст. конф. Секц. V. М., 1983, с. 17—20.

Бибиков Н. Г., Городецкая О. Н. Реакции нейронов слухового центра среднего мозга лягушки на действие амплитудно-модулированных сигналов. — Нейрофизиология, 1980, т. 12, с. 264—270.

Бибиков Н. Г., Калинкина Т. В. Свойства акустических нейронов дорсального ядра продолговатого мозга лягушки *Rana ridibunda*. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1982, т. 18, с. 492—498.

Бибиков Н. Г., Сорока С. К. Строение нейронов слухового центра среднего мозга лягушки *Rana ridibunda*. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1979, т. 15, с. 608—616.

Васильев Б. Д. Акустическая ориентация амфибий и рептилий. — В кн.: Биоакустика. М., 1975, с. 85—107.
Жарская В. Д., Бибиков Н. Г., Сорока С. К. Связи слухового центра среднего мозга травяной лягушки. — В кн.: Аксонный транспорт веществ в системах мозга. Киев, 1981, с. 110—116.
Протасов В. Р. Акустическая ориентация рыб. — В кн.: Биоакустика. М., 1975, с. 63—84.
Смирнов С. В. Морфофункциональное исследование оперкулы и среднего уха бесхвостых амфибий. — Бюл. моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., 1984, т. 89, вып. 3, с. 3—12.
Тёмчин А. Н. Функциональные характеристики волокон слухового нерва голубя. — В кн.: Сенсорные системы и головной мозг птиц. М., 1980, с. 139—165.
Хачунц А. С., Белехова М. Г., Карамян А. И. Электрофизиологическое исследование таламического слухового центра черепах *Emys orbicularis*. — ДАН СССР, 1983, т. 268, с. 1007—1010.
Bergeijk W. A. Directional and non-directional hearing in fish. — In: Marine bioacoust. Oxford etc., 1964, p. 281—298.
Bruse L., Butler A. Telencephalic connections in lizarda II. Projections to anterior dorsal ventricular ridge. — J. Comp. Neurol., 1984, vol. 229, p. 602—615.
Brzoska J. Der electrodermale Reflex auf acustishe Reize beim Grasfrosch *Rana temporaria* L. — Zool. Jahrb. Physiol., 1981, vol. 85, p. 66—82.
Brzoska J., Schneider H. Modification of prey-catching behavior by learning in the common toad. — Behav. Proc., 1978, vol. 3, p. 125—136.
Bullock T., Corwin J. Acoustic evoked activity in the brain in sharks. — J. comp. Physiol., 1979, vol. 129, p. 223—234.
Capranica R. Vocal response of the bullfrog to natural and synthetic mating calls. — J. Acoust. Soc. Amer., 1966, vol. 40, p. 1131—1139.
Capranica R. Auditory processing of vocal signals in anurans. — In: Reproductive biology of amphibians. New York, 1977, p. 337—355.
Capranica R., Frishkopf L., Nevo E. Encoding of geographic dialects in the auditory system of the cricket frog. — Science, 1973, vol. 182, p. 1272—1275.
Capranica R., Moffat A. Selectivity of the peripheral auditory system of spadefoot toad (*Scaphiopus couchi*) for sounds of biologica significance.— J. Comp. Physiol., 1975, vol. 100, p. 231—249.
Demski L. Neural control of teleost sound production. — In: Hearing and sound communication in fishes. New York etc., 1981, p. 425—444.
Dunn R. Nerve fibers of the eighth nerve and their distribution to the sensory nerves of the inner ear in the bullfrog. — J. Comp. Neurol., 1976, vol. 182, p. 621—636.
Eatock R. A., Manley G. A., Pawson L. Auditory nerve fiber activity in the tokay gecko. — J. Comp. Physiol., 1981, vol. 142, p. 203—218.
Echleter S. Connections of the auditory midbrain in a teleost fish, *Cyprinus carpia*. — J. Comp. Neurol., 1984, vol. 230, p. 536—551.
Eggermont J., Aertsen A., Johannesma P. Prediction of the responses of auditory neurons in the midbrain of the grass frog based on the spectro-temporal receptive field. — Hear. Res., 1983, vol. 10, p. 191—202.
Ehret G., Capranica R. Masking patterns and filter characteristics of auditory nerve fibers in the green treefrog. — J. Comp. Physiol., 1980, vol. 141, p. 1—12.
Emlen S. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. — Behav. Ecol. and Sociobiol., 1977, vol. 1, p. 283—313.
Fay R. P. Psychophysics and neurophysiology of temporal factors in hearing by the goldfish: amplitude modulation detection. — J. Neurophysiol., 1980, vol. 44, p. 312—333.
Fay R. P. Coding of acoustic information in the eighth nerve. — In: Hearing and sound communication in fishes. New York etc., 1981, p. 189—219.
Fay R. P., Ahroon A., Orawsky A. Auditory masking patterns in the goldfish psychophysical tuning curves. — J. Exp. Biol., 1978, vol. 74, p. 83—100.

Fay R. P., Passow B. Temporal discrimination in the goldfish. — J. Acoust. Soc. Amer., 1982, vol. 72, p. 753—760.
Feng A., Gerhardt H., Capranica R. Sound localization behavior of the green treefrog (*Hyla cinerea*) and the barking treefrog (*H. gratiosa*). — J. Comp. Physiol., 1976, vol. 107, p. 241—253.
Feng A., Narins P., Capranica R. Three population of primary auditory fibers in the bullfrog: their peripheral origins and frequency sensitivities. — J. Comp. Physiol., 1975, vol. 100, p. 221—229.
Feng A., Shofner W. Peripheral basis of sound localization in anurans. Acoustic properties of the frog's ear. — Hear. Res., 1981, vol. 5, p. 201—216.
Fettiplace R., Crawford A. C. The origin of tuning in turtle cochlear hair cells. — Hear. Res., 1980, vol. 2, p. 447—454.
Finger T., Tong S. Central organization of eighth nerve and mechanosensory lateral line systems in the brainstem of ictulurid catfish. — J. Comp. Neurol., 1984, vol. 229, p. 129—151.
Fish M. P., Kelsey A., Mowbray W. Studies of the production of underwater sound by North atlantic coastal fishes. — J. Marine Res., 1952, vol. 11, p. 180—193.
Frishkopf L., Capranica R., Goldstein M. Neural coding in the bullfrog auditory system: a teleological apploach. — Proc. IEEE, 1968, vol. 56, p. 969—980.
Foster R., Hall W. The organization of central auditory pathway in a reptile *Iguana iguana*. — J. Comp. Neurol., 1978, vol. 178, p. 783—832.
Furukawa T. Sites of termination on the saccular macula of auditory nerve fibers in the goldfish as determined by intracellural injection of procion yellow. — J. Comp. Neurol., 1978, vol. 180, p. 807—814.
Furukawa T., Ishii Y. Neurophysiological studies of hearing in goldfish. — J. Neurophysiol., 1967, vol. 30, p. 1337—1403.
Fuzessery Z., Feng A. Frequensy representation in the dorsal medullary nucleus of the leopard frog *Rana p. pipiens*. — J. Comp. Physiol., 1981, vol. 143, p. 339—348.
Fuzessery Z., Feng A. Frequency selectivity in the anuran auditory midbrain: single unit responses to single and multiple tone stimulation. — J. Comp. Physiol., 1982, vol. 146, p. 474—484.
Fuzessery Z., Feng A. Mating call selectivity in the thalamus and midbrain of the leopard frog: single and multiunits analyses. — J. Comp. Physiol., 1983, vol. 150, p. 333—344.
Gans C. Sound production in the Salientia: mechanism and evolution of the emitter. — Amer. Zoologist, 1973, vol. 13, p. 1179—1194.
Garrick L. D., Garrick R. A. Temperature influences of hatchling Caiman crocodilus distress calls. — Physiol. Zool., 1978, vol. 51, p. 105—113.
Gehlbach F., Walker B. Acoustic behaviour of the aquatic salamander Siren intermedior. — Bioscience, 1970, vol. 20, p. 1107—1108.
Gerhardt H. C. Temperature coupling in the vocal communication system of the gray tree frog. — Science, 1978a, vol. 199, p. 977—979.
Gerhardt H. C. Discrimination of intermediate sounds in a synthetic call continuum by female green tree frogs. — Science, 1978b, vol. 199, p. 1089—1091.
Gerhardt H. C., Mudry K. Temperature effaects on frequency preferences and mating call frequencies in the green tree frog *Hyla cinerea*. — J. Comp. Physiol., 1980, vol. 137, p. 1—6.
Gorner P., Moller P., Weber W. Lateral-line input and stimulus localisation in the african clawed toad *Xenopus* sp. — J. exp. Biol., 1984, vol. 108, p. 315—328.
Gregory K. The stato-acoustic nuclear complex and the nucleus cerebelli of the frog. — Brain, Behav. and Evol., 1974, vol. 10, p. 146—156.
Hawkins A., Sand O. Directional nearing in the median vertical plane by the cod. — J. Comp. Physiol., 1977, vol. 122, p. 1—8.
Henson O. W. Comparative anatomy of the middle ear. — In: Handbook of sensory physiol. Vol. 5. New York etc., 1974, p. 39—110.

Holton T., Hudspeth A. A micromechanical contribution to cochlear tuning and tonotopic organization. — Science, 1983, vol. 222, p. 508—510.
Horner K., Hawking A., Froser P. Frequency characteristics of primary auditory neurons from the ear of the cod *Gadus morhua*. — In: Hearing and sound communication in fishes. New York etc., 1981, p. 223—241.
Ishii Y., Matsuura A., Furukawa T. Quantal nature of transmission at the synaps between hair cells and eighth nerve fibers in the goldfish. — Japan. J. Physiol., 1971, vol. 21, p. 78—79.
Jaeger R. A possible prey—call window in anuran auditory perception. — Copeia, 1976, vol. 1976, p. 833—834.
Johnstone B., Taylor K. Physiology of the middle-ear transmission system. — J. Otolaryngol. Soc. Australia, 1971, vol. 3, p. 226—228.
Kleerkopper H., Sibabin K. A study on hearing in frogs (*Rana pipiens* and *Rana clamitans*). — Z. vergleich. Physiol., 1959, vol. 41, p. 490—499.
Klinke R., Pause M. Discharge properties of primary auditory fibres in caiman crocodilus: Comparisons and contrasts to the mammalian auditory nerve. — Exp. Brain Res., 1980, vol. 38, p. 137—150.
Knudsen E. Distinct auditory and lateral line projection in the midbrain of catfish. — J. Comp. Neurol., 1977, vol. 173, p. 417—432.
Leake P. R. SEM observation of the cochlear duct in caiman crocodilus. — In: Scan. Electron. Microsc. Chicago, 1977, p. 437—444.
Lenhardt M. L. Evidence for auditory localization ability in the turtle. — J. audit. Res., 1981, vol. 21, p. 255—261.
Lewis E. R., Leverenz E., Koyama H. Mapping functionally identified auditory afferents from their peripheral origins to their central termination. — Brain Res., 1980, vol. 197, p. 223—229.
Lewis E. R., Leverenz E., Koyama H. The tonotopic organization of the bullfrog amphibian papilla, an auditory organ lacking a basilar membrane. — J. Comp. Physiol., 1982, vol. 145, p. 437—445.
Lewis R. S., Hudspeth A. J. Frequency tuning and ionic conductances in hair cells of the bullfrog's sacculus. — In: Hearing — physiological bases and psychophysics. New York etc., 1983, p. 17—24.
Lombard E., Strauchan J. Functional aspects of anuran middle ear structures. — J. exp. Biol., 1974, vol. 61, p. 71—93.
Manley G. Some aspects of the evolution of hearing in vertebrates. — Nature, 1971, vol. 230, p. 506—509.
Manley G., Muller-Preus S. Response variability of auditory cortex cells in the squirrel monkey to constant acoustic stimuli. — Exp. Brain Res., 1978, vol. 32, p. 171—180.
Marshal N. B. The biology of sound-producing fishes. — In: Sound-production in fishes. Stroudsburg etc., 1977, p. 202—217.
McCormick C. A. Central projections of the octavolateral nerves in the pick cichlid *Crenicichla lipidota*. — Brain Res., 1983, vol. 265, p. 177—185.
Megela A., Capranica R. Differential patterns of physiological masking in the anuran auditory nerve. — J. Acoust. Soc. Amer., 1982, vol. 71, p. 641—645.
Mohneke R. Tonotopic organization of the auditory midbrain of the midwife toad (*Alytes obstetricans*). — Hear. Res., 1983, vol. 9, p. 91—102.
Mudry K., Capranica R. Evoked auditory activity within the telencephalon of the bullfrog. — Brain Res., 1980, vol. 182, p. 303—311.
Mudry K., Constantine-Paton M., Capranica R. Auditory sensitivity of the diencephalon of the leopard frog *Rana p. pipiens*. — J. Comp. Physiol., 1977, vol. 114, N 1, p. 1—13.
Nelson D., Gruber S. H. Scharks: attraction by low-frequency sounds. — Science, 1963, vol. 142, p. 975—977.
Oldham R. S., Gerhardt H. Behavioral isolating mechanisms of the treefrogs *Hyla cinerea*, *Hyla gratiosa*. — Copeia, 1975, N 2, p. 223—231.
Patterson W. S. Hearing in the turtle. — J. audit. Res., 1966, vol. 6, p. 453—464.
Pettigrew A., Anson M., Chung S. H. Hearing in the frog: a neurophysiological study of the auditory response in the midbrain. — Proc. roy. Soc., 1981, vol. 212, p. 433—457.
Pinder A. C., Palmer A. R. Mechanic properties of the frog ear: vibration mea-

surement under free and closed-field acoustic conditions. — Proc. roy. Soc., 1983, vol. 219, p. 371—396.
Platt C., Popper A. Fine structure and function of the ear. — In: Hearing and sound communication in fishes. New York etc., 1981, p. 3—36.
Popper A. Comperative scanning electron microscopic investigation of the sensory epithelia in the teleost sacculus and lagena. — J. Comp. Neurol., 1981, vol. 200, p. 357—374.
Saidel W., Popper A. The saccule may be the transducer for directional hearing of nonostariophysine teleosta. — Exp. Brain Res., 1983, vol. 50, p. 149—152.
Sawa M. Auditory responses from single neurons of the medulla oblongata in the goldfish. — Bull. Jpan. Soc. sci. fish., 1976, vol. 42, p. 141—152.
Schmidt R. Action of intrinsic laryngeal muscles during release calling in leopard frog. — J. exp. Zool., 1972, vol. 181, p. 233—244.
Schmidt R. Masculization of toad pretregiminal nucleus by androgens. — Brain Res., 1982, vol. 244, p. 190—192.
Schmidt R. Neural correlates of frog calling: preoptic area trigger of mating calling. — J. Comp. Physiol., 1984, vol. 154, p. 847—853.
Schneider H. Acoustic behavior and physiology of vocalization in the european tree frog *Hyla arborea*. — In: Reproductive biology of amphybians. New York, 1977, p. 295—335.
Shofner W., Feng A. Post-metamorphic development of the frequency selectivities and sensitivities of the periphyral auditory system of the bullfrog *Rana catesbeiana*. — J. exp. Biol., 1981, vol. 93, p. 181—196.
Smolder J., Klinke R. Phase versus frequency plots from caiman prymary auditory fibres: is there a travelling wave. — In: Neuronal mechanisms of hearing. New York, 1981, p. 43—48.
Smolder J., Klinke R. Effects of temperature on the properties of primary auditory fibres of the spectacled caiman. — J. Comp. Physiol., 1984, vol. 155, p. 19—30.
Tawolga W. N. Sound production and underwater communication in fishes. — In: Animal sounds and communication. Washington, 1960, p. 93—136.
Tawolga W. N. Mechanisms for directional hearing in the sea catfish (*Arius felis*). — J. exp. Biol., 1977, vol. 67, p. 97—115.
Urano A., Gorbman A. Effects of pituitary hormonal treatment on responsiveness of anterior preoptic neurons in male leopard frogs *Rana p. pipiens*. — J. Comp. Physiol., 1981, vol. 141, p. 163—172.
Walkowiak W. The coding of auditory signals in the torus semicircularis of the fire-belled toad and the grass frog: responses to simple stimuli and to conspecific calls. — J. Comp. Physiol., 1980, vol. 138, p. 131—148.
Walkowiak W. Neuronal correlates of the recognition of pulsed sound signals in the grass frog. — J. Comp. Physiol., 1984, vol. 155, p. 57—66.
Walkowiak W., Brzoska J. Significance of spectral and temporal call parameters in the auditory communication of male grass frogs. — Behav. Ecol. and Sociobiol., 1982, vol. 11, p. 247—252.
Weisbach W., Schwartzkopff J. Nervose Antworten auf Schallzreiz im Grosshirn von Krokodilen. — Naturwissenschaften, 1967, Bd 24, S. 650—651.
Wever E. G. The reptile ear. Princeton, 1978. 292 p.
Wilczinski W., Northcutt R. Connections of the bullfrog striatum. — J. Comp. Neurol., 1983, vol. 214, p. 321—343.
Wilczinski W., Zakon H., Brenowitz E. Acoustic communication in spring peepers. — J. compar Physiol., 1984, vol. 155, p. 577—592.
Wyman R., Thall J. Sound production by the spotted salamander *Ambystoma maculatum*. — Herpetologica, 1972, vol. 28, p. 210—212.
Zakon H., Capranica R. An anatomical and physiological study of regeneration of the eighth nerve in the leopard frog. — Brain Res., 1981, vol. 209, p. 325—338.
Zellick R., Narins P. Intensity discrimination and the precision of call timing in two species of neotropical treefrogs. — J. Comp. Physiol., 1983, vol. 153, p. 403—412.
Zottoli S. Correlation of the startle reflex and Mauthner cell auditory responces in unrestained goldfish. — J. exp. Biol., 1977, vol. 66, p. 243—254.

Глава 11

АКУСТИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В процессе эволюции животного мира наблюдается увеличение степени сложности и многообразия средств сигнализации, усложняются способы кодирования информации, локализации и опознавания биологически важных объектов. Наивысшего уровня развития достигла система коммуникаций у птиц и млекопитающих. Она поддерживает популяционную и биоценотическую структуру, обеспечивает контакты между животными и их согласованное поведение. В общей системе коммуникации, складывающейся из разных каналов, иерархичной и сложной, звуковая сигнализация занимает особое место. Однако ее изучение у млекопитающих осложняется тем, что значительный объем информации передается у этого класса животных по химическому каналу связи (Соколов, 1977; Соколов и др., 1980), отделить который от других сенсорных модальностей не всегда удается. Кроме того, у многих видов млекопитающих существенную роль в общении играют и выразительные движения. Более того, считается (см., например: Tembrock, 1978), что во многих случаях у высокоразвитых представителей данного класса животных издаваемые ими звуки являются неспецифическими, скорее эмоционально включенными в пространственно-временну́ю систему, чем образованными как специфичные источники информации. Иерархическая значимость акустического канала может варьировать даже у одного и того же вида животного в зависимости от поведенческой ситуации.

При изучении акустической коммуникации млекопитающих стоит ряд проблем: исследование механизмов генерации звуков и их классификация, понимание структурной организации системы звуковой сигнализации, анализ причинно-следственных отношений, семантический аспект, значение особенностей передаточного канала, эволюция акустической коммуникации, взаимодействие коммуникативной и эхолокационной систем, восприятие и обработка сигналов животными. В данной главе будут рассмотрены лишь те кардинальные вопросы теории акустической коммуникации, которые представляют наибольший интерес для физиологов.

ГЕНЕРАЦИЯ ЗВУКА

Все звуки, издаваемые млекопитающими, по способу генерации принято делить на две большие группы: неголосовые шумы и собственные звуки голоса (Tembrock, 1963). Неголосовые шумы возникают в результате действия, как правило, неспециализированных к издаванию звуков органов. Сюда относится хлопанье ладонями, характерное для многих обезьян, демонстративное ритмичное топанье по земле, наблюдаемое у кенгуру, многих грызунов и копытных. Бобры и ондатры в момент опасности шлепают хвостом по воде, гориллы при возбуждении барабанят в грудь. Для многих млекопитающих характерно щелканье или скрежетание зубами, а для некоторых видов рукокрылых и копытных — щелканье языком. К неголосовым шумам относятся также звуки, образуемые в результате прохождения воздушной струи через верхние дыхательные пути: сопение, шипение, фырканье, носовые свисты.

Специальные органы создания неголосовых шумов у млекопитающих встречаются редко и описаны лишь у некоторых представителей насекомоядных, грызунов и китообразных. Известно, например, что у некоторых насекомоядных (тенреков) и грызунов (дикобразов) отдельные иглы видоизменены и при соударении издают характерный треск, который используется животными в качестве коммуникационного сигнала.

От способа издавания звука зависит и степень стабильности его физических параметров. Из неголосовых шумов менее всего подвержены изменениям те сигналы, которые возникают в результате работы специализированных органов. Говоря о голосовых звуках, следует подчеркнуть, что их большое разнообразие обусловлено функциональной гибкостью их источника, т. е. голосового аппарата. Использование различными видами млекопитающих собственно голосовых сигналов зависит от степени развития голосового аппарата.

По сей день, пожалуй, единственными наиболее полными сводками, посвященными сравнительному анализу строения голосового аппарата у млекопитающих, являются работы начала 60-х годов (Negus, 1962; Kelemen, 1963). В них показано, что у примитивных млекопитающих, например у однопроходных — утконоса и ехидны, голосовой аппарат развит слабо. В частности, малая подвижность хрящевых комплексов исключает у них голосовые функции гортани. Довольно примитивным анатомическим строением голосового аппарата характеризуются и сумчатые. В других, эволюционно более молодых, отрядах класса млекопитающих наблюдаются усложнения строения гортани и дифференцировка ее мускулатуры, а у некоторых видов появляются даже дополнительные органы, обеспечивающие усиление звука. Таковыми являются, например, гортанные мешки — обширные выпячивания гортани, т. е. своеобразные резонаторы. У орангутанга и гориллы они простираются вплоть до плечевого пояса и заходят

в подмышечную область. Кроме обезьян гортанные выросты обнаружены у некоторых копытных, хищных и китообразных.

Однако следует отметить, что не всегда воздушные полости голосового тракта действительно являются акустическими резонаторами. Так, например, на резусах было показано, что хирургическое удаление воздушных мешков, расположенных в гиоидной кости и выходящих отверстием в середине передней части гортани, практически не привело к изменению характеристик формантных частот звуков, издаваемых бодрствующими животными (Hilloowala, Lass, 1978).

В более поздних, чем выше отмеченных, работах анатомов и морфологов (см., например: Мангер, 1984) были детализированы особенности строения гортани млекопитающих. Так, показано, что у сумчатых, насекомоядных и некоторых грызунов гортань отличается рядом примитивных черт, таких как массивность черпаловидных хрящей и их отростков, отсутствие желудочков гортани, сращение основания надгортанника с щитовидным хрящом, интракариальное положение верхушки надгортанного хряща и т. п. В толще относительно короткой голосовой складки содержится слабо выраженный голосовой мускул, имеющий параллельное складке направление мышечных волокон. Считается, что ведущей функцией такой гортани является рефлекторно-замыкательная, или защитная, по отношению к которой коммуникативная функция гортани играет вторичную роль.

У высокоорганизованных отрядов млекопитающих (хищные, приматы) к морфологическим особенностям гортани относятся редуцирование черпаловидных хрящей и их отростков, возникновение желудочков гортани, увеличение лигаментозной части голосовой щели по сравнению с хрящевой и, что особенно важно, наличие в составе вокального мускула мышечных волокон, пересекающихся в двух взаимно перпендикулярных направлениях, что, по-видимому, способствует большему разнообразию генерируемых сигналов.

Однако выводы, сделанные на основании сведений о строении голосового аппарата различных отрядов млекопитающих, не всегда соответствуют фактам, полученным на основании биоакустических исследований. Что касается однопроходных, то примитивность их звукоизлучающей системы действительно подтверждается наблюдениями за акустическим поведением этих животных (Griffiths, 1968; Sebeok, 1970). Среди сумчатых же, наряду с практически «безмолвными» видами, известны представители, использующие при внутривидовом общении довольно разнообразные по физической структуре голосовые сигналы (Eisenberg et al., 1975; Wemmer, Collins, 1978; Smith, 1980). Последнее справедливо и для представителей отряда насекомоядных. Работы, посвященные изучению репертуара издаваемых многими насекомоядными звуков, показывают, что эти животные (тенреки, землеройки) способны издавать разнообразные по физической структуре акустические сигналы, в число которых входят как одиночные про-

должительные, так и серии коротких, стационарных по частоте или частотно- и амплитудно-модулированных звуков.

При изучении механизмов генерации звука у млекопитающих важным вопросом является исследование основ регуляции деятельности голосового аппарата. Известно, что главную роль в иннервации гортани играют верхний и нижний гортанные нервы, представляющие собой ветви блуждающего нерва. Верхнегортанный нерв делится на сенсорную и моторную части. Сенсорная часть обеспечивает чувствительную иннервацию гортани, моторная возбуждает важнейшую перстнещитовидную мышцу, управляющую натяжением голосовых связок. Нижний гортанный нерв обеспечивает моторную иннервацию всех внутренних мышц гортани, за исключением перстнещитовидной. В целом нервное управление голосовым аппаратом очень сложно и включает согласование действия ряда образований глотки, ротовой и носовой полостей. Следует отметить, что в настоящее время физиологические механизмы регуляции голосовой функции у диких видов млекопитающих наиболее детально изучаются лишь на эхолоцирующих животных, и в частности на летучих мышах (Griffin, 1958; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Мовчан, 1980, 1984; Константинов, Мовчан, 1984).

ПРОБЛЕМА ОПИСАНИЯ ЗВУКОВ, ИЗДАВАЕМЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ

Подавляющее большинство работ, посвященных звуковой коммуникации млекопитающих, ставит целью описание набора звуков, используемых разными видами животных при внутривидовом общении. Особенно отчетливо эта тенденция проявляется в последние 20—25 лет, когда для многих научных коллективов стали доступны такие электроизмерительные приборы, как анализаторы спектра и динамические спектрографы. Сейчас насчитываются сотни работ, в которых подробно описаны физические характеристики звуковых реакций многочисленных представителей различных отрядов класса млекопитающих. Однако большинство из них имеет четкую биоакустическую направленность и не отражает связь между звуковой сигнализацией и всей системой коммуникации животных. Именно поэтому работы, в которых сведены воедино результаты многочисленных исследований по тактильной, химической, акустической и оптической коммуникаций у млекопитающих, пока что единичны. Одна из таких сводок вышла в конце 70-х годов под редакцией Себиока (Sebeok, 1977). В ней же даются теоретические построения, основанные на семиотическом и лингвистическом подходах к проблеме коммуникации у животных.

Несмотря на огромное число биоакустических работ, мы располагаем далеко не полными сведениями о звуковом репертуаре млекопитающих. Кроме того, число звуковых сигналов, выделенных у одного и того же вида животного разными авторами,

обычно существенно отличается. Это связано с тем, что исследователи обычно проводят классификацию звуков, которые различаются по акустическим признакам и соответствуют определенной мотивации или вызываются определенными внешними стимулами. Однако ряд звуковых реакций млекопитающих не связан с определенным состоянием животного или с конкретным стимулом. Отсутствие четких критериев оценки мотивационного состояния животного и установления сигнальной значимости звуков, использование в биоакустических работах, как правило, объективного подхода к классификации по акустическим признакам звуков приводят к существованию условности и произвольности описания звукового репертуара.

Еще в 1963 году, т. е. в начале развития серьезных биоакустических работ на млекопитающих, Молес (Moles, 1963) указывал на то, что установление репертуара звуков, издаваемых животными, эквивалентно изучению словаря незнакомого языка. Как основу, как элементы, как «буквы» словаря нужно взять не тот или иной фонетический символ, а непосредственно акустические элементы. Эта мысль, по-видимому, сыграла существенную роль в развитии одного из направлений биоакустических исследований — создания структурного подхода к классификации акустических коммуникационных сигналов. Однако надежность различения звуков, издаваемых животными, по их физическим свойствам прежде всего обусловлена способами выделения признаков сигналов. В подавляющем числе работ такие признаки выбирались субъективно и главным образом в результате простого визуального сопоставления исследователями имеющихся в наличии немногочисленных осциллограмм и спектрограмм сигналов.

В последние годы все чаще появляются работы, в которых используются статистические методы анализа сигналов, составляющих репертуар звуков, издаваемых определенными видами животных (Гершуни, Мальцев, 1973; Мовчан, Коробкова, 1981; Мовчан, Опахова, 1981; Мовчан, Шибков, 1982; Соколова, Куликов, 1982; Свиженко, 1983; Marler, Hobbett, 1975; Maurus et al., 1979; Simmes et al., 1979; Leger et al., 1980).

При выявлении формальных структурных признаков акустических сигналов используются и приемы автоматического распознавания звуков. Так, например, на беличьих обезьянах было показано (Meier et al., 1979), что для автоматического разделения с помощью спектрального анализатора типов акустических сигналов наиболее важны следующие параметры: длительность ответа и частотная полоса фильтра, наиболее отвечающая на сигнал данного типа; усредненная информация на частотной полосе; усредненная информация в единицу времени; информация в максимально отвечающем фильтре, отнесенная к средней информации в частотной полосе; набор спектральных составляющих; максимум и минимум величины сумм при суммировании соответственно по времени и частотным областям. Было показано,

что величины этих параметров различны для каждого типа акустических сигналов. Соответственно каждому параметру находятся интервалы, характеризующие определенный тип звуковой реакции обезьяны. Примечательно, что совпадение классификации звуков обезьян, проводимой людьми и технической системой, составляло 80 %.

Широкое распространение в биоакустике получили, кроме структурного, ситуативный и функциональный подходы к описанию и классификации звуков, издаваемых животными. Однако выяснение связей между звуковой реакцией и ситуацией или состоянием животного, при которых эта реакция проявляется, а также звуковой реакцией и ее функцией является серьезной проблемой, к решению которой исследователи только приступают. Трудность разработки данного вопроса обусловлена ненадежностью критерия оценки состояния издающего сигнал животного и ненадежностью оценки функции сигнала. До последнего времени единственным таким критерием, который широко используется биоакустиками, является наблюдение за поведением животного-отправителя и животного-получателя сигнала. Однако такой способ определения как состояния животного, так и содержательной стороны сообщения нельзя считать достаточным.

Если остановиться на функции сигнала, то некоторые звуки животных в определенных ситуациях действительно оказывают непосредственное влияние на поведение животного-получателя. К ним относятся, например, крики оказавшихся вне гнезда детенышей, так как они неизменно вызывают у лактирующих самок элементы материнского поведения. Однако подобных звуков у животных немного. Большинство из них не приводит к строго определенным, с точки зрения наблюдателя, изменениям в поведении животного-получателя. Некоторые звуковые сигналы вызывают двигательные реакции после большого латентного периода или же влияют лишь на состояние этого животного, изменяя его отношение к раздражителям (Ланкин, Науменко, 1978; Terkel et al., 1979).

Большую помощь в оценке воздействия звукового сигнала на животное оказала бы регистрация физиологических процессов, происходящих в его организме. Сейчас хорошо известно, что такие физиологические показатели, как сердечный ритм, частота дыхания, электрическое сопротивление кожи, кровяное давление, да и сам химический состав крови, наилучшим образом отражают внутреннее состояние живого организма. Учитывая это, некоторые исследователи пытаются на основе непосредственных измерений динамики физиологических процессов в организме определить характер изменений внутреннего состояния у воспринявшего сигнал животного (Maspfuhl, 1978; Фирсов, Плотников, 1981; Мовчан, Коробкова, 1985). Однако надо признать, что в силу существующих методических трудностей такие исследования пока не получили должного признания.

СВЯЗЬ МЕЖДУ ФИЗИЧЕСКИМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ СИГНАЛА И СОСТОЯНИЕМ ЖИВОТНОГО

Более двух десятилетий назад на основании эмпирических данных было высказано предположение о конвергенции структур звуков многих животных, используемых во «враждебных» и «дружеских» ситуациях (Collias, 1960). Иначе говоря, птицы и млекопитающие используют в агрессивных ситуациях резкие, относительно низкочастотные звуки, тогда как в случае испуга, умиротворения или приближения с дружественными намерениями их звуки имеют более высокую частоту и более тональны. Таким образом, по-видимому, существует общая взаимосвязь между физической структурой звуков и мотивацией животного, обусловливающей их использование.

На конвергентный характер эволюции акустических сигналов животных указывал и Темброк (Tembrock, 1963). По мере сравнительного изучения данного вопроса это становится все более вероятным. Совершенно очевидно также, что эволюция звуковых реакций животных определяется функциональными факторами и окружающей средой. В частности, структура криков зависит от среды обитания животного, его общительности, типа социальной организации и требований, предъявляемых с точки зрения обнаружения сигнала.

Развивая эти положения на примере птиц, Мортон (Morton, 1977) предложил теорию мотивационно-структурных закономерностей, которая действует в случае рассмотрения сигналов, используемых животными при непосредственных контактах. В случае же акустической связи, осуществляемой на больших расстояниях, требования к оптимизации коммуникативного процесса (например, повышение помехозащищенности) приводят к появлению новых закономерностей.

Многие биоакустики, и в частности последователи Темброка (Tembrock, 1967), считают, что внутреннее состояние животного в первую очередь оказывает влияние на амплитудно-временны́е характеристики сигналов, и прежде всего на интервал между криками. Считается, в частности, что у млекопитающих сигналы, возникающие в результате работы голосового аппарата (т. е. на базе дыхания), благодаря своей тесной связи с вегетативными процессами особенно приспособлены к тому, чтобы отражать эмоциональное состояние животного-отправителя. Поэтому в связи с участием вегетативных процессов в фонации в процессе филогенетического развития образовались, как предполагается, классы периодов следования звуков, типичных для определенных состояний животного. Иными словами, каждый тип сигнала издается с типичным для него периодом следования (Tembrock, 1978).

Однако временна́я функция сигнала, как информационный параметр имеет и другие аспекты. Показано, что период следования звуков, издаваемых животными, положительно корреди-

рует с длиной передающего канала. Так, звуки в ближнем поле контактов имеют высокую частоту следования, а с повышением расстояния между партнерами частота падает (Tembrock, 1971).

Внутреннее состояние отправителя сигнала отражается и в частотных характеристиках звука. Очень обобщенно Темброк (Tembrock, 1974) предложил принять, что сильное преобладание низких частот в сигнале характерно для вышестоящего по рангу животного; широкий частотный спектр и большая громкость — у звуков, издаваемых при обороне; преобладание высоких частот (с тенденцией к удлинению сигнала) — при подчинении. Повышение возбуждения животного приводит к повышению основной частоты сигнала, его интенсивности, увеличению частоты следования звуков, обогащению обертонами.

Итак, ситуативные изменения разных звуковых сигналов могут проявляться в различных физических параметрах. Например, в сигналах предупреждения об опасности грызунов при усилении стимуляции животного происходит сокращение периода следования звуков (Waring, 1970; Smith et al., 1977; Никольский, 1980). При этом уместно отметить, что такие ситуативные изменения сигнала влияют на поведение животного-получателя. Так, на калифорнийских сусликах показано, что реакция животных на проигранный с магнитофона сигнал предупреждения об опасности зависит от частоты следования, громкости и количества свистов (Leger et al., 1979). Ситуативные изменения брачных криков копытных (например, оленей) еще сложнее, чем в сигналах предупреждения об опасности сусликов. Здесь меняются такие параметры, как длительность, высота звука, характер его частотной модуляции (Никольский, 1975; Переладова, 1981; Переладова, Око, 1981).

Однако экспериментальные работы, посвященные изучению динамики изменений свойств звуковых сигналов при изменении эмоционального состояния животного, пока единичны. Одной из таких работ является исследование, проведенное на беличьих обезьянах (Jürgens, 1979). Единичны работы, использующие экспериментальный подход при поиске факторов, вызывающих и обусловливающих генерацию животным того или иного звука. В частности, можно назвать лишь первыми попытками исследования, посвященные изучению гормонального контроля за излучением грызунами ультразвуков (см. обзор: Floody, 1981). Заметно больше сделано в области экспериментальной оценки влияния изменений факторов внешней среды (температуры, химического состава атмосферы, т. е. влияния запахов) на звуковую активность животных (Smith, 1972; Nyby et al., 1977; Conely, Bell, 1978; Schenk, 1978; Geyer, 1979; Whitney, Nyby, 1979; Gyger, Schenk, 1980). Структурно-ситуативные подходы к классификации звуков, издаваемых млекопитающими, имеют как сторонников, так и противников. В целом же большинство исследователей признают факт существования тесной связи между состоянием животного и структурой звукового сигнала. Более того, многие

работы показывают, что изменение состояния животного приводит к образованию рядов звуковых реакций, меняющихся в определенном направлении по таким параметрам, как частота, длительность, ритмическая организация и т. д. Закономерные изменения внутренних или внешних стимулов вызывают столь же закономерные изменения и самих звуковых реакций.

Исследование меняющихся в определенном направлении рядов звуковых реакций животных (или мотивационно-типологических градиентов) является в настоящее время одним из актуальных вопросов биоакустики. Это обусловлено проблемой дискретности или континуальности звуковых сигналов.

ДИСКРЕТНОСТЬ И КОНТИНУАЛЬНОСТЬ СИСТЕМЫ ЗВУКОВОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Представление о дискретности классов сигналов млекопитающих и континуальности внутри них, пожалуй, сейчас является наиболее популярным. Дискретный характер звуков означает, что звуковой репертуар животного в основном построен из специфических звуков, причем их значение связано со структурой сигнала (Klingholtz, Meynhardt, 1979). В противоположность этому континуальный характер сигналов подразумевает, что один звук не ограничивается одной специфической ситуацией, а в его акустических параметрах прослеживается непрерывный переход между модификациями сигнала, т. е. между ними существуют промежуточные и переходные формы.

Можно предположить, что эмоциональная система обеспечивает у животных количественные изменения физических параметров звуков в пределах одного класса, а мотивационная — качественные изменения сигналов, т. е. переход в другой класс. Однако это предположение пока не имеет строгого экспериментального подтверждения.

На то, что система акустической сигнализации у животных и дискретна, и континуальна (градуальна), т. е. существуют две системы, указывают многие исследователи. В частности, считается, что у приматов эти две системы являются результатом адаптации к экологическим условиям (в первую очередь к условиям зрительного контакта) и особенностям социальной структуры у данного вида (см. обзор: Eisenman, 1978). Наиболее стереотипные сигналы у животных в основном предназначены для акустической коммуникации на расстоянии, наиболее вариабельные — для связи между животными, находящимися в непосредственной близости. В первом случае вокализация животного, издающего сигнал, не зависит от присутствия сородичей, во втором — его вокализация, как считается, изменяется в зависимости от реакции животного, воспринимающего сигнал (Leroy, 1982).

Глубина дискретности параметров звуковых сигналов в ряду мотивационно-типологических градиентов у разных видов млеко-

питающих и для разных акустических реакций, по-видимому, различна. Так, среди приматов есть виды, обладающие, как считали, или двумя, или одной системой звуковой сигнализации. К первым относятся, например, гиббоны, акустическая сигнализация которых как градуальна, так и дискретна (Deputte, Goustard, 1978). Градуальность обеспечивается у них либо плавным переходом (за счет перераспределения энергии между гармониками и изменением формы частотной модуляции звука) от одной модификации к другой, или через возникновение «смешанных» элементов, включающих частоты, относящиеся к разным модификациям. Важно отметить, что у этих обезьян в онтогенезе наблюдаются увеличение дискретности и обеднение репертуара.

У других представителей приматов — красного толстотела — система звуковой сигнализации рассматривается как градуальная (Marler, 1970). Отсутствие дискретных криков у этих обезьян объясняется тем, что у них основной функцией вокализации является внутристайное общение, возможность сопровождать крики зрительными сигналами.

Вопрос о дискретности или континуальности звуковых сигналов животных подробно рассматривался на других представителях класса млекопитающих. Так, например, акустическая сигнализация кабана слагается как из дискретных, так и градуальных сигналов (Klingholtz, Meynhardt, 1979). Считается, что звуковые реакции кабана континуальны, если рассматривать внутрииндивидуальные варианты одного и того же сигнала, вызванные, например, его ситуативными изменениями. Однако существует немало звуков (тревожный, половой, пищевой), структура которых по отношению к определенной форме поведения высоко специфична.

Классифицировать звуки животных, используя подход, сочетающий принцип дискретности и континуальности, пытались многие исследователи, изучающие поведение и звуковую сигнализацию млекопитающих (Kiley, 1972; Гершуни, Мальцев, 1973; Лисицына, 1973; Eisenberg, 1974; Eisenberg et al., 1975; Baldwin, Baldwin, 1976; Tembrock, 1976; Гольцман и др., 1977; Lerner, 1978; Klingholz, Meynhardt, 1979; Smith, 1980; Watts, 1980; Мовчан, Опахова, 1981; Соколова, Куликов, 1982; Masataka, 1982; Никольский, 1984; Константинов, Мовчан, 1985).

В целом вопрос о дискретности или континуальности звуковых сигналов животного, по-видимому, должен рассматриваться в первую очередь с позиции особи-получателя информации, а не особи-отправителя, т. е. на основании результатов экспериментов по классификации звуков самими животными. На необходимость таких работ указывают сведения по несовпадению границ звуковых сигналов, выделенных человеком и животными (Snowdon, Pola, 1978; Cheney, Seyfarth, 1982; Gouzoules et al., 1984). Более того, установлено, что даже близко родственные виды животных могут, вероятно, воспринимать звуки различно и использовать для их оценки разные акустические параметры (Zoloth et al.,

1979). Было показано, что суслики различают два класса сигналов предупреждения об опасности, хотя формально (благодаря наличию между ними промежуточных форм) эти сигналы можно представить как континуум звуков (Leger, Owings, 1978; Robinson, 1981). Подобные результаты были получены и на других представителях класса млекопитающих, например на обезьянах (Snowdon, Pola, 1978; Cheney, Seyfarth, 1982; Masataka, 1983).

Основная масса работ, посвященных изучению восприятия и классификации животными акустических сигналов, проведена при использовании поведенческой методики, основанной на регистрации поз, звуковых реакций, изменений активности у воспринявшего сигнал животного. Однако, как уже отмечалось, далеко не всегда животные изменяют свою активность при восприятии звука, особенно если звук предъявляют в неволе, т. е. в отсутствие привычного контекста.

Предъявление животным видоспецифических сигналов различных типов показывает, что они способны к дискретному восприятию звуков. На это указывают работы, проведенные на многих видах млекопитающих, и прежде всего на грызунах и приматах. Так, дифференцированная реакция на контактные и оборонительные видоспецифические крики обнаружена у морских свинок (Lange, 1979). Бурундуковые белки повышенной настороженностью реагировали на тревожный щебет, в то время как агрессивные звуки не приводили к заметным изменениям в поведении животных (Smith, 1978). О категориальном (дискретном) характере восприятия видоспецифических сигналов можно судить по результатам экспериментов, проведенных на сусликах (Harris et al., 1983), мышах (Ehret, Haack, 1982), многих видах обезьян (Snowdon, Pola, 1978; Seyfarth et al., 1980a, 1980b; Cheney, Seyfarth, 1982; Masataka, 1983; Gouzoules et al., 1984) и других млекопитающих. Наряду с этим встречаются указания на то, что способность к классификации звуковых сигналов взрослыми животными и детенышами заметно различается (Seyfarth et al., 1980a; Robinson, 1981). В частности, детеныши мартышек-верветок классифицируют внутривидовые сигналы более обобщенно, чем взрослые и молодые особи (Seyfarth et al., 1980b). Очевидно, степень дискретизации сигналов животными зависит от их индивидуального опыта.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Функциональный подход к классификации звуков животных можно считать одним из наиболее древних (см. обзор: Collias, 1960) и распространенных в биоакустике. В соответствии с ним предполагается, что звуковая сигнализация выполняет следующие функции: способствует обеспечению оптимального для конкретной поведенческой ситуации расстояния между животными — либо его сохранение, либо увеличение или уменьше-

ние; уведомляет о видовой или половой принадлежности партнеров; сообщает о возрасте, о состоянии обменных процессов в организме животного; предупреждает окружающих особей о неблагоприятных изменениях во внешней среде (например, о появлении хищника), призывая таким образом к бдительности или другому типу поведения; уведомляет о занятости территории; сообщает о социальном статусе особи — доминантности, субдоминантности; уведомляет об эмоциональном состоянии животного, издающего сигнал, а также служит для ориентации животных с помощью эхолокации. Исходя из этого, для оценки функции звуков, издаваемых животными, часто используют такие термины, как «угрожающие звуки», «сигналы подчинения», «защиты», «умиротворяющие», «призывные», «сигналы дискомфорта», локационные сигналы и т. д.

В качестве примера остановимся на одной из работ (Rux, 1980), в которых при использовании обширного материала была сделана попытка составления функционально-типологической классификации звуковых сигналов млекопитающих. В основу этой классификации положено предположение о том, что ведущим механизмом, обеспечивающим становление в процессе эволюции сигнальных систем, служит противоречие между привлекающей и отпугивающей тенденциями. В соответствии с этим положением у млекопитающих выделяется три основных класса звуковых сигналов: отпугивающие, амбивалентные и привлекающие. Первый класс включает звуки угрозы и защиты, агрессивные сигналы, крики подчинения и так называемые дистресс-крики (способствующие высвобождению животного от экстремальных физических воздействий). Сигналы, входящие в первый рассмотренный класс, по мнению автора данной классификации, должны быть универсальны по отношению ко всем видам животных, следовательно, их структура должна быть простой и легко узнаваемой, они должны быть неизменными, что дает повышенный контраст раздражителей по сравнению с привлекающими звуками, и одновременно они должны затруднять адаптацию реципиента. Такие звуковые сигналы обладают большой громкостью и должны быть одиночными или нерегулярно повторяющимися. Второй класс — амбивалентные сигналы — сопровождает поведение, включающее как отпугивающие, так и привлекающие элементы, возможно, благодаря мотивационным переходам. Эти сигналы встречаются в постоянно меняющейся ситуации. Их делят на три группы: крики спаривания, привлекательные для полового партнера и отпугивающие соперника; сигналы периода гона (звуки ухаживания) и территориальные крики. Третий класс — привлекающие сигналы. Они должны вызывать, усиливать или завершать тенденцию сближения животных. Сюда входят звуки голосового контакта (призывные контактные) и дистантные призывные крики. Считается, что привлекающие звуки более информативны, чем отпугивающие, так как выполняют такие дополнительные функции, как передача информации о направлении, по которому сле-

дует приближаться, а также видовую и индивидуальную принадлежность издавшего сигнал животного.

Решение вопроса о функции сигнала неразрывно связано с разработкой теоретических основ коммуникации животных. В настоящее время существуют два различных толкования термина «коммуникация животных». Первое было заимствовано биологами из теории информации, которая рассматривает коммуникацию как связь между переменными, осуществляющуюся любыми средствами (сознательно или бессознательно) и приводящую к взаимному уменьшению неопределенности. Биологи условились, что под словом «переменные» следует понимать «животные», а под словами «уменьшение неопределенности» — увеличение предсказуемости поведения взаимодействующих особей. Следовательно, исходя из данного определения под коммуникацией должен пониматься любой процесс, посредством которого всякое поведение одной особи влияет на поведение других особей. В основу второго толкования коммуникации у животных положено представление о том, что лишь определенное поведение животного, в данном случае лишь определенная звуковая активность, может считаться сообщением; иными словами, это такая передача сигнала от одного животного к другому, во время которой отправитель специально вкладывает в свой сигнал определенное значение, а получатель сообщения принимает соответствующее решение.

Теоретические вопросы коммуникации у животных обсуждаются во многих работах. Одни специалисты считают, что вопрос не будет решен, пока исследователи не откажутся от представлений о целенаправленной или преднамеренной активности животных в процессе общения (см., например: Glasersfeld, 1974). Другие настаивают на том, что коммуникация — активный обмен информацией между животными; процесс, происходящий на базе использования специальной сигнализации и обеспечивающий потребность животных в общении и координации действий.

В последнее время многие исследователи приходят к мнению о том, что животные не ставят перед собой цель передать какую-либо информацию, а лишь реагируют на изменения во внутренней и внешней среде. При этом коммуникативную нагрузку несут не отдельные звуки, запахи или движения животных, а некая временна́я последовательность, состоящая из комплекса всех этих проявлений жизнедеятельности организма (см., например: Панов, 1978). Исходя из этого следует, что звуки, издаваемые животными, не являются «единицами коммуникации», а представляют собой лишь их составные элементы, сами по себе не несущие узкой смысловой нагрузки.

Мысль о том, что звуковые сигналы не воспринимаются животным отдельно от контекста, в котором они обычно издаются, высказывалась давно. Так, например, уже в конце 30-х годов было отмечено явление суммарного воздействия раздражителей, управляющих поведением животного. Позднее это явление было

описано как «закон гетерогенной суммации», который применительно к акустическим сигналам был экспериментально проверен лишь в конце 70-х годов. На водяных полевках было показано (Jobst, 1978), что агрессивные крики вызывают гораздо большее торможение активности и подвижности полевки, находящейся в лабиринте, если одновременно предъявлять ей модель другой полевки в определенной поэе.

Роль контекста на сигнальную значимость звуков животных показана и в ряде других работ. Так, отсутствие привычного контекста вызывало рассеянную реакцию у морских свинок при предъявлении им контактных и оборонительных криков особей своего же вида (Lange, 1979). Агрессивно-территориальные крики бурундуковых белок, издаваемые хозяином на своей территории, вызывали мгновенное убегание только у белок-нарушительниц территориальных границ. Другие белки, находящиеся на своих участках в зоне отличной слышимости агрессивного крика, не обращали на него внимания (Smith, 1978). В зависимости от контекста реагируют на звуковые сигналы и другие виды беличьих — суслики. Показано, что зверьки, услышавшие сигнал предупреждения об опасности, издаваемый соседними особями, изменяют свое поведение в зависимости от результатов сравнения реальности опасности или возможности продолжать далее обычную активность. Именно поэтому они различно реагируют на разное число звуковых сигналов, на разную их интенсивность, разное число импульсов в серии, на тревожные крики молодых или старых животных (Robinson, 1981).

Выяснение сигнальной значимости или функционального значения звуков, издаваемых животными, их роли в общей системе коммуникации возможно лишь при использовании экспериментального подхода. Подавляющее число проводимых в этом плане работ посвящено изучению звуков детенышей. Такие исследования проводились главным образом на мышевидных грызунах, некоторых видах копытных, хищных и приматов (Sewell, 1970; Allin, Banks, 1972; Colvin, 1973; Smith, 1973; Мальцев, 1974; Pettijohn, 1977; John et al., 1978; Kaplan et al., 1978; Elwood, 1979; Solmsen, Apfelbach, 1979; Cherfas, 1980; Kleese, Hull, 1980; Levick, 1982; Мовчан, 1983а, 1983б; Walser et al., 1983; Мовчан, Коротецкова, 1984). В них была показана огромная роль сигналов дискомфорта детенышей в проявлении элементов материнского поведения. Однако в литературе встречается и иное мнение, основанное на результатах экспериментов, проведенных с белыми мышами: акустические сигналы детенышей не играют существенной роли в поведении самки, в частности в поведении, связанном с заботой о потомстве (Busnell, Lehmann, 1977).

Особое внимание исследователи уделяют экспериментальной проверке функциональной значимости так называемых сигналов предупреждения об опасности (Leger et al., 1979; Никольский, 1980; Schwagmeyer, 1980; Schwagmeyer, Broan, 1981; Masataka, 1983). Так, в работе, проведенной на африканских зеленых мар-

тышках, было обнаружено, что они используют несколько таких сигналов, каждый из которых вызывает у членов группы животных особую реакцию (Seyfarth et al., 1980a, 1980b). В меньшей степени исследуется сигнальная значимость (а точнее — воздействие на поведение животного-получателя) и других типов звуковых сигналов (Shalter et al., 1977; Seyfarth et al., 1980; Cheney, Seyfarth, 1982; Harris et al., 1983; Gouzoules et al., 1984). Так, например, выяснялось влияние призывного сигнала, сигнала голода и предостерегающего сигнала на поведение кабанов. При воспроизведении животным магнитофонной записи сигнала «призыв матери», издаваемого поросенком, самка подбегала к излучателю, затем к детенышу и издавала контактные крики. На воспроизведение сигнала голода она реагировала иначе: подбежав к малышу и издав контактные крики, она ложилась на бок и кормила его. Предостерегающий сигнал заставлял животных уходить в укрытие (Meynhardt, 1980).

Воздействие различных акустических сигналов на поведение животных исследовалось не только на взрослых особях, но и на детенышах (Shalter et al., 1977). Так, например, в экспериментах на крысах было обнаружено, что у зверьков в возрасте 11—14 дней обнаруживается более выраженная тенденция приближения к динамику, излучающему, как считалось, «контактные» звуки частотой 0.5—40 кГц, нежели к динамику, излучающему «сигнал дискомфорта» частотой 10—30 кГц.

Одним из аспектов изучения сигнальной значимости звуков животных является исследование индивидуального опознавания по голосу, выявление наиболее информативных для этой цели физических параметров. В частности, в одной из работ, проведенных на обезьянах, показано, что для индивидуального опознавания по агрессивным крикам детенышей важны такие параметры звука, как частота двух наиболее выраженных по интенсивности спектральных максимумов, значение основной частоты, общая тональность и громкость крика (Chency, Seyfarth, 1980).

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА АКУСТИЧЕСКУЮ СВЯЗЬ ЖИВОТНЫХ

Неотъемлемой частью исследований, посвященных изучению акустической связи, является оценка свойств канала, по которому передается информация, выявление корреляций между характеристиками слуха, параметрами звуковых сигналов и акустическими свойствами среды. В число важных факторов, оказывающих влияние на акустическую связь животных, входят затухание звука и звуковые помехи в канале связи. При приеме звуковых сигналов наибольшие трудности вызывают случайные помехи. Они делятся на аддитивные и мультипликативные. К первым относятся помехи, существующие независимо от сигнала, они как бы прибавляются к сигналу. К ним могут быть отнесены шумы листвы и другие шумы окружающего пространства, а также

голоса животных. Мультипликативные помехи порождаются различного рода флюктуациями, т. е. случайными отклонениями тех или иных физических величин от их средних значений. Так, может флюктуировать траектория распространения акустического сигнала вследствие случайных изменений свойств среды (влажности, температуры и др.), под влиянием тех же факторов может меняться и степень его затухания на пути распространения сигнала. Следовательно, качество передачи акустической информации существенно зависит как от географического положения мест обитания животных, погодных условий, так и от окружающей обстановки.

Многие виды млекопитающих являются типичными представителями животных, заселяющих открытые ландшафты (пустыни, степи). Выяснено (Beranek, 1952), что в таких географических зонах значительно ухудшается передача звуков частотой выше 1 кГц. Это связано с более выраженным поглощением высоких частот в пустынях, воздух которых днем характеризуется низкой влажностью и высокой температурой. Ночью температура воздуха резко падает и характер распространения звука меняется. Существенным искажениям подвергаются звуки при распространении в закрытых биотопах — в местах с густой растительностью. Так, по данным Р. Д. Жантиева (1981), звуки частотой 10 кГц на расстоянии 1 м затухают на 20 дБ, звуки частотой 20 кГц — на 30 дБ и 30 кГц — на 50 дБ. Большое влияние на распространение звукового сигнала оказывает высота источника звука над субстратом, а также взаимное расположение источника и приемника звука. В ряде работ описано существование своеобразного звукового окна, т. е. зоны частот, где затухание звука в определенных условиях минимально (см., например: Marten, Marler, 1977). Такое звуковое окно обнаружено у поверхности земли (не выше 1 м) во всех биотопах в зонах умеренного и тропического климатов.

Представленные данные характеризуют общую картину влияния различных условий среды на распространение звуковых сигналов. Однако, учитывая разнообразие биотопов, в которых обитают млекопитающие, а также распространение животных по ярусам, становится очевидной необходимость более детальных исследований. Работы в этом плане проводятся многими исследователями (см.: Marten, Marler, 1977; Smith, 1979; Richards, Wiley, 1980; Жантиев, 1981), которые в первую очередь оценивают затухание в естественных условиях звуковых (низкочастотных) акустических сигналов.

Обсуждению вопроса адаптации звуковых сигналов млекопитающих к условиям среды обитания животных посвящены лишь отдельные работы. В связи с этим следует отметить, что в биоакустике широко распространено суждение о существовании тесной связи между частотой издаваемого животным звука и размером его тела. Считается, что эта связь выражается в обратной зависимости частоты сигналов от размеров животного. Такая

закономерность количественно была показательна для сигнала предупреждения об опасности, издаваемого дневными грызунами открытых пространств (Никольский, 1973), и для защитных криков южно-африканских белозубок (Hutterer, Vogel, 1977).

В ряде случаев удалось выявить роль среды в формировании специфических особенностей звуковых сигналов. В частности, показано влияние некоторых условий среды (температуры и влажности воздуха, а также скорости ветра) на частотную и амплитудно-временну́ю характеристики тревожных криков грызунов (Никольский, 1973). Считается, что низкая влажность воздуха пустынь обусловила у некоторых видов понижение частоты сигнала. Так, у живущей в пустыне большой песчанки частота сигнала тревоги почти на 5 кГц ниже частоты звука, который теоретически должен бы издавать этот зверек. Кроме того, установлено, что у грызунов, населяющих районы с высокими скоростями ветра, сигнал тревоги представляет собой серии быстро следующих импульсов. Напротив, у тех видов, ареал которых находится в зоне относительно низких скоростей ветра, сигнал представляет собой ряд медленно следующих звуков. По-видимому, повышение частоты следования импульсов сигнала является проявлением адаптации животных к неблагоприятным для прохождения звука условиям среды, когда сильные ветры, сопровождающиеся развитием турбулентности, вызывают проявление ее неоднородности. В этих ситуациях многократное дублирование одного и того же звука при условии уменьшения его длительности и периода следования повышает надежность восприятия сигнала. Объяснение особенностей структуры сигнала с позиции оптимизации звуковой связи в сложных акустических условиях приводят и ряд других исследователей (Eisenberg, 1974; Fourie, 1977; Emmons, 1978; Cleveland, Snowdon, 1982).

Степень использования животным информации, заложенной в получаемом звуковом сигнале, во многом зависит от свойств его слуховой системы. Слуховой анализатор млекопитающих по сравнению с таковым у представителей других классов позвоночных выделяется наибольшей морфологической сложностью и функциональными возможностями. Следует учесть также, что среди всех позвоночных лишь некоторые млекопитающие способны воспринимать ультразвуковые колебания (Айрапетьянц, Константинов, 1974; Brown, Pye, 1975). Многочисленные данные свидетельствуют о том, что представители этого класса животных имеют значительные различия как в функциональных характеристиках слуховой системы, так и в ее строении.

Одним из направлений в изучении слуховой функции у млекопитающих является исследование эволюции слуха человека. Рассмотрение частотных настроек слуховой системы животных, которых можно рассматривать в качестве предков человека (опоссум, еж, галаго и тупайя), позволило ряду авторов (Masterton et al., 1969; Eisenman, 1978; Heffner, Heffner, 1980) предположить, что эволюция слуха шла по пути повышения чувствитель-

ности к низким частотам и утраты чувствительности к ультразвукам. Очевидно, это предположение нельзя считать справедливым при рассмотрении эволюции слуха всего класса млекопитающих. По всей вероятности, на начальном этапе эволюции млекопитающие обладали не высокочастотным, а низкочастотным слухом. На это указывают данные о функциональных характеристиках слуховой системы однопроходных — наиболее примитивных из ныне живущих млекопитающих. Было обнаружено, что на уровне улитки слуховая система утконоса и ехидны воспринимает акустические сигналы лишь звукового диапазона частот, а область максимальной чувствительности соответствует частотам 2—5 кГц (Griffith, 1968; Gates et al., 1974). У исследованных на сегодняшний день более высокоорганизованных млекопитающих — сумчатых — наблюдается способность воспринимать уже не только звуковые, но и ультразвуковые частоты. Так, область слышимости у опоссума простирается по крайней мере от 0.5 до 60 кГц, а зоны максимальной чувствительности соответствуют частотам 4 и 16 кГц (Ravizza et al., 1969). Однако у другого вида сумчатых — лисьего кузу, который, по-видимому, тоже способен воспринимать ультразвуковые сигналы, область максимальной чувствительности слуховой системы приходится на более низкие частоты — 0.7—1 кГц (Aitkin et al., 1979). Очевидно, огромную роль в формировании специфических особенностей слуха играют биология вида и воздействие факторов его среды обитания (Гершуни, 1968). Давно замечено существование тесной связи между строением слухового анализатора и образом жизни животного (Богословская, Солнцева, 1979). В ряде работ рассматриваются и признаки адаптации слуха млекопитающих к факторам среды. В частности, обнаруженная у некоторых пустынных видов грызунов (песчанок) повышенная чувствительность слуха к низким частотам расценивается как приспособление к условиям обитания, при которых высокочастотные сигналы быстро затухают (Webster, 1961; Lay, 1972).

Обширные сравнительно-физиологические исследования, проведенные на различных представителях класса млекопитающих, показали, что одним из важных направлений эволюции слуха животных является приспособительная эволюция организмов, направленная на оптимизацию внутривидового общения животных в специфических условиях их существования (Константинов, Мовчан, 1978, 1980, 1985). Использование эколого-физиологического подхода в оценке свойств слуховой системы млекопитающих дает возможность в какой-то мере систематизировать имеющиеся сведения о степени развития и значения слуховой функции у весьма разных видов — представителей трех отрядов: насекомоядных, рукокрылых и грызунов. Исходя из функциональных характеристик слуховой системы, этих млекопитающих можно разделить на довольно обособленные группы, каждая из которых включает близких по биологии животных. К первой группе относятся ночные неэхолоцирующие виды и животные с полифаз-

ной суточной активностью. Из насекомоядных это землеройки, из рукокрылых — крыланы, из грызунов — мыши, крысы, многие виды полевок, сони, тушканчики, мышовки. Их слуховая система характеризуется способностью воспринимать звуки в широком диапазоне частот вплоть до 90 кГц, обострением чувствительности к сигналам, лежащим на границе звука и ультразвука, высокой разрешающей способностью. Вторая группа включает дневных обитателей открытых пространств и леса — сусликов, белок, бурундуков, ондатр, водяных полевок. Их слуховая система имеет более узкую, чем у ночных видов, область воспринимаемых частот, а именно приходящуюся в основном на звуковой диапазон. Зона повышенной чувствительности слуха у этих животных ограничена только звуковыми частотами, а разрешающая способность слуховой системы меньше, чем у млекопитающих, входящих в первую группу. Третью группу составляют насекомоядные и грызуны, ведущие исключительно подземный образ жизни: кроты, слепыши, цокори. Они воспринимают сигналы только звукового диапазона частот, причем лучше всего низкочастотные звуки. В четвертую группу входят эхолоцирующие животные — летучие мыши. Так же как и у представителей первой группы млекопитающих, их слуховая система приспособлена к восприятию звуковых и ультразвуковых частот, однако разрешающая способность слуха заметно выше.

Согласно данным представлениям, высокочастотный слух у млекопитающих является одним из эволюционно выработанных приспособлений, направленных на компенсацию утраченного (полностью или частично) зрительного восприятия в условиях ограничения видимости. Другим аналогичным приспособлением является низкочастотный слух у животных, ведущих подземный образ жизни. В обоих случаях главную роль в формировании частотных настроек слуховой системы играют акустические свойства среды обитания и в первую очередь свойства звукового фона. Так, у наземных видов в период ночной активности основными носителями информации о поведении и состоянии животных-партнеров являются запах и акустические коммуникационные сигналы, приобретающие у них среди других средств общения наиболее жизненно важное значение. Повышение надежности восприятия звуковых сигналов этими животными, слуховая система которых обладает высокой чувствительностью, обеспечивается за счет ее настройки на более высокочастотный, чем у дневных видов, ультразвуковой диапазон, т. е. на ту область частот, где спектральные составляющие акустических шумов выражены в наименьшей степени.

Появление низкочастотного слуха у другой группы животных — подземников, по-видимому, предопределяли принципиально иные, чем у наземных млекопитающих, свойства их среды обитания. В условиях подземных ходов помеха звуковой связи, выражающаяся в виде шумового фона, практически отсутствует. Поэтому здесь наиболее оптимальным для звукового

общения между животными являются такие сигналы, которые при распространении менее всего подвержены затуханию. На восприятие именно низкочастотных звуков как наименее затухающих в ходах и настроена слуховая система животных, ведущих исключительно подземный образ жизни.

При рассмотрении данной классификации развития слуховой функции у млекопитающих следует учесть, что она имеет свои ограничения, так как отражает самые общие тенденции лишь одного из направлений эволюции слуха — эволюции адаптаций.

В целом, характеризуя роль факторов среды в формировании специфических особенностей акустической связи у млекопитающих, можно считать, что в ряду наиболее важных из них являются оптические и акустические свойства мест обитания животных, которые, воздействуя на организм, вызывают существенные адаптивные преобразования как слухового анализатора, так и системы звуковой сигнализации.

ЭХОЛОКАЦИЯ КАК ОСОБЫЙ ВИД АКУСТИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ

Влияние специфических условий обитания на функционирование слуховой системы и системы звуковой сигнализации особенно наглядно проявляется при рассмотрении причин развития особого акустического способа контактирования с внешней средой, который получил название эхолокации (Griffin, 1958; Айрапетьянц, Константинов, 1970, 1974; Константинов, 1982). Этот способ получения информации об окружающей среде основан на излучении звуковой энергии и последующем восприятии отраженной волны (эха) от предметов, встречаемых на пути движения животных.

Открытие эхолокации в животном мире произошло сравнительно недавно — немногим более 40 лет тому назад, и первыми в списке эхолоцирующих животных стали летучие мыши. В дальнейшем было установлено, что помимо летучих мышей активной акустической локацией пользуются многочисленные представители зубатых китообразных, а также один род крыланов-роузеттусов, обитающих в пещерах, и несколько видов пещерных птиц — стрижи-салanганы из Юго-Восточной Азии и гуахаро из Венесуэлы. Какие же причины, особенности среды обитания побудили всех перечисленных животных, столь далеких друг от друга как в филогенетическом, так и в экологическом отношении, взять на вооружение акустическую локацию? Наши гипотезы на этот счет (Константинов, 1977, 1980, 1982, 1984) сводятся к следующим положениям.

Прежде всего следует обратить внимание на то, что все достоверно эхолоцирующие животные относятся к летающим или плавающим формам. Это позволяет думать, что возможность животного к свободному передвижению в трехмерном пространстве создает ему благоприятные условия как для излучения акусти-

ческих колебаний, так и для получения отчетливых эхо от встречаемых на пути предметов.

Интересно, что до сих пор, несмотря на тщательные поиски, не удается обнаружить эхолоцирующих животных среди бегающих и лазающих. Неблагоприятные в акустическом отношении условия обитания на земле, особенно в случае нахождения животного среди густой растительности или в кроне дерева, выражающиеся, например, в множественном отражении и переотражении звука, не могли способствовать появлению эхолокации у таких животных.

Указанные обстоятельства заставляют усомниться в высказываемом иногда предположении, что в ходе эволюции эхолокация первоначально возникла у каких-то наземных животных и лишь затем совершенствовалась у плавающих и летающих форм. Скорее, наоборот, после освоения воздушного пространства или в связи с уходом в водную среду у некоторых животных произошел переход от примата зрительной ориентации к эхолокационной, и эта последняя совершенствовалась, причем у разных форм по-разному в силу различной жизненной необходимости.

Что же способствовало этому процессу? Для наземных позвоночных одним из главных факторов несомненно стало освоение пещер.

Если не принять это положение, то мы встанем в тупик перед вопросом — почему другие ночные животные, например ближайшие родственники летучих мышей из подотряда крыланов, другие представители отряда козодоевых, кроме гуахаро, и виды стрижей-саланган, гнездящихся на скалах вне подземелий, не развили столь прогрессивного и несомненно удачного способа ориентации в темноте. Все они ограничились лишь совершенствованием зрения к ночному видению и некоторыми дополнительными приспособлениями к пассивной слуховой локации. По-видимому, для ночных полетов в условиях естественной освещенности этого вполне достаточно, но явно не хватает для беспрепятственного передвижения в абсолютной темноте извилистых подземелий.

О причинах появления эхолокации у зубатых китов, которые охотятся за рыбой в основном в дневное время, сделать какие-либо заключения пока трудно, но следует иметь в виду по крайней мере два обстоятельства. Во-первых, при прохождении из воздушной сферы в водную дневной свет подвергается рассеиванию, в результате чего даже в самой прозрачной воде видимость ограничивается несколькими десятками метров. Тем более видимость сокращается в прибрежных зонах, особенно в местах впадения рек, которые как раз и являются излюбленными местами обитания объектов охоты, в частности дельфинов. Из-за большого числа взвешенных частиц в воде здесь видимость не превышает нескольких сантиметров. Во-вторых, более быстрое распространение звука в воде и на большее расстояние, чем света, в случае использования животными этого фактора создает несомненное преимущество для поиска косяков рыб и своевременного обна-

ружения препятствий. И кроме того, боковое расположение глаз на голове дельфина, не обеспечивающее животному хорошего обзора впереди, с переходом к эхолокации перестает быть недостатком.

Итак, по нашим представлениям, возникновение эхолокации стало возможным лишь после освоения животными трехмерного пространства — воздушной или водной среды, в таких условиях, где оптические и другие имевшиеся у животных средства не обеспечивали им получения полноценной для их существования информации.

Среди существующих специализированных биосонаров самыми примитивными являются звуковые сонары пещерных птиц и крыланов-роузеттусов, которые могут служить примером конвергентного развития одной и той же функции у совершенно различных представителей разных отрядов и даже классов позвоночных животных. Все они используют в качестве локационных сигналов широкополосные щелчки, основная энергия которых сосредоточена в слышимом диапазоне частот. Щелчки эти издаются простым механическим способом — прищелкиванием клювом или языком. Звуковое частотное заполнение сигналов обуславливает низкую разрешающую способность сонаров, которые, по-видимому, выполняют единственную функцию — обнаружение крупных препятствий и оценки расстояния до них. В комплексе дистантных анализаторов эхолокация у этих животных играет лишь подчиненную роль при хорошо развитой зрительной рецепции.

Наибольшего совершенства эхолокационная функция достигла у представителей подотрядов летучих мышей и зубатых китообразных. Качественным отличием их эхолокации от таковой птиц и крыланов следует признать использование ультразвукового диапазона частот. Ультразвук из-за большого поглощения распространяется на более короткие расстояния, чем звук, но зато малая длина волны создает благоприятные условия для получения четких отражений даже от небольших предметов, которые волны слышимого диапазона частот огибают. Кроме того, ультразвук можно излучать узким, почти параллельным пучком, что позволяет концентрировать энергию в нужном направлении. Переход локационных сигналов на ультразвуковой диапазон объясняется, по-видимому, необходимостью обнаруживать, сопровождать и захватывать мелкую, быстро перемещающуюся добычу (насекомых — летучими мышами, рыбу — дельфинами). Охоту за подвижной добычей в условиях ограниченной видимости следует считать главной причиной возникновения ультразвуковой эхолокации.

Повышенный интерес, который проявляется в настоящее время к изучению механизмов и принципов функционирования ультразвуковых эхолокационных систем именно летучих мышей и дельфинов, объясняется тем, что результаты биологических исследований могут открыть новые пути совершенствования техниче-

ских систем аналогичного действия, в плане задач, выдвигаемых бионикой. Особую привлекательность представляют разнообразные типы эхолокации у летучих мышей.

Судя по образцам локационных сигналов, большинство из них в целях эхолокации использует короткие частотно-модулированные импульсы с разной степенью выраженности частотной девиации и разным количеством гармонических составляющих. Некоторые летучие мыши излучают короткие шумоподобные сигналы без частотной модуляции, а другие — сигналы короткой или средней длительности с постоянным частотным составом в первой половине и частотной модуляцией во второй. И наконец, существует довольно обширная группа, которая пользуется совершенно особыми локационными сигналами очень большой длительности с постоянным частотным заполнением и лишь с короткими частотно-модулированными участками в начале и в конце сигнала.

Эволюционный процесс привел к возникновению двух основных функциональных типов эхолокационных систем. Летучим мышам, использующим короткие частотно-модулированные сигналы, свойствен импульсно-частотный тип, включающий в себя методы оптимальной обработки отраженных сигналов (Strother, 1961; Simmons, 1971; Константинов, Макаров, 1973; Айрапетьянц, Константинов, 1974; Константинов, 1982). Представители нескольких семейств рукокрылых, в частности подковоносы, используя локационные сигналы большой длительности с постоянным частотным заполнением, обладают другим типом эхолокации — компенсационно-допплеровским (Schnitzler, 1967, 1968, 1973; Simmons, 1974; Константинов и др., 1976, 1978, 1980; Макаров, Соколов, 1980; Константинов, 1982).

В настоящей главе мы не ставили своей задачей обсуждать тонкости эхолокационного процесса у летучих мышей. Важно лишь подчеркнуть, что использование локационных ультразвуковых сигналов нашло отражение в морфологических и функциональных перестройках всей слуховой системы, начиная с наружного уха и кончая высшими слуховыми центрами, которая приспособилась производить быстрый и точный анализ высокочастотных отраженных сигналов (Зворыкин, 1959; Grinnel, 1963; Neuweiler, 1970; Bruns, 1976; Васильев, 1983; Suga, 1978).

Исследования развития эхолокационных способностей у летучих мышей в онтогенезе показали, что локационные сигналы формируются на базе первых призывных криков детенышей, обеспечивающих их звуковую связь с матерью (Константинов, 1973а, 1973б). Из этого можно предположить, что и в процессе эволюции локационные сигналы формировались на основе каких-то коммуникационных сигналов, которые преобразовывались с их новым функциональным назначением. В литературе имеются данные, которые свидетельствуют о том, что локационные сигналы могут служить для идентификации особей при акустическом контакте между ними, для связи матери и начинающих летать детенышей, а также сигнализировать молодым зверькам о место-

нахождении подходящих мест для зимовок (Möhres, 1976). Не исключено, что по локационным сигналам охотящихся летучих мышей другие особи находят подходящие кормовые участки, а также используют их для предупреждения об опасности.

Таким образом, несмотря на специфическую роль ультразвуковой эхолокации в жизни некоторых представителей животного мира, ее нельзя сбрасывать со счета и при обсуждении вопросов акустического общения животных друг с другом.

ВЫДЕЛЕНИЕ ПРИЗНАКОВ СЛОЖНЫХ ЗВУКОВЫХ СИГНАЛОВ

Исследования особенностей переработки и восприятия сложных звуков проводятся по двум основным направлениям. Первое включает изучение специфических реакций разных отделов головного мозга млекопитающих на биокоммуникационные сигналы и их модели. Второе направление посвящено анализу особенностей распознавания животными сложных звуков. Изучению процесса кодирования акустических раздражителей (видоспецифических сигналов или иных сложных звуков) посвящены многие работы (Newman et al., 1977; Бибиков, 1978; Вартанян, 1978; Радионова, 1981; Evans, 1981; Symmes, 1981; Альтман, 1983; Васильев 1983; Möller, 1983). В них показана возможность многомерной пространственной упорядоченности нейронов, избирательно реагирующих на набор простых признаков акустических стимулов. При этом чем выше уровень слуховой системы, тем в большей степени проявляется избирательность реакций нейронов к комплексу определенных признаков сигнала. В частности, у крыс обнаружено, что по мере повышения уровня слуховой системы наблюдается увеличение относительного количества нейронов, избирательно реагирующих на такие признаки сложного звука, как амплитудная и частотная модуляция (Вартанян, 1978).

В опытах, проведенных на кошках, выявлены нейроны внутреннего коленчатого тела, отвечающие возрастанием импульсации на тональные посылки, частоты которых находятся в гармоническом отношении (Keidel, 1974). Эти нейроны рассматриваются как детекторы гласных звуков. Кроме того, описаны нейроны, реагирующие как на повышающуюся, так и на понижающуюся частоту звука, а определенная группа нейронов реагирует только на одно из направлений частотной модуляции. Совокупность таких нейронов рассматривают как детекторы согласных и как детекторы переходных процессов в звуковом сигнале. В связи с этим отметим, что в заднем двухолмии кошки обнаружены нейроны, обладающие более выраженной чувствительностью к ступенчатому изменению сигнала, чем к непрерывному изменению частоты (Watanaba et al., 1978). Кроме того, было показано, что в отличие от нижележащих уровней нейроны внутреннего коленчатого тела и слуховой области коры кошки избирательно реагируют только на определенные комбинации значений амплитудной

и частотной модуляции акустических стимулов (Watanaba, 1972). Эти факты представляют значительный интерес, если учесть существующее в литературе мнение о том, что амплитудная и частотная модуляции акустических сигналов входят в состав тех признаков, обнаружение совокупности которых в составе сложных звуков может предопределять их распознавание (см. обзор: Кау, 1982).

В ряде работ рассматривается выделение слуховой системой и других признаков акустических сигналов. В частности, в слуховой области коры кошки обнаружены нейроны, избирательно настроенные на формантную частоту сложного звука (Maryama et al., 1979). Они рассматриваются как детекторы формант. Более того, предполагается, что для обнаружения сигнала имеют значения фазовые соотношения между его составляющими. В экспериментах, проведенных на сумчатых крысах, продемонстрирована роль ритмической организации звуковой последовательности в избирательном реагировании нейронов кохлеарных ядер (Rupert et al., 1977). Выяснено, что реакция одного и того же нейрона на гласный звук зависит от его расположения в предъявляемой последовательности других гласных звуков.

Вопрос о существовании нейронов—детекторов свойств сложных звуков обсуждается во многих работах (Newmann, Lindsley, 1975; Manley et al., 1978; Möller, 1978; Suga, 1978; Glass, Wollberg, 1979, 1983; Manley, 1979; Symmes, 1981). Однако попытки исследователей обнаружить в слуховой системе животных нейроны—детекторы видоспецифических звуковых сигналов, строго говоря, не увенчались успехом (Newman, Wollberg, 1973; Newman et al., 1977; Manley, Mueller-Preuss, 1978; Symmes, 1981). Отсутствие инвариантности реакций нейронов слуховой системы по отношению к элементарным параметрам сложного звука дало основание предположить, что процесс кодирования биологически значимой информации, заложенной в звуковом сигнале, происходит в других, неспецифических, образованиях мозга (Альтман, 1978). Предполагалось, что каждый нейрон такого образования должен получать входы от определенных нейронов специфических отделов мозга, обладающих детекторными свойствами более низших уровней, т. е. избирательно реагирующих на определенные составляющие данного сигнала. При совокупной активности последних данная клетка будет избирательно реагировать на сложный стимул, обладающий признаками, на которые избирательно реагируют входные нейроны (Suga, 1978; Manley, Mueller-Preuss, 1978). Не останавливаясь на данном вопросе, отметим, что далеко не во всех работах удалось обнаружить в таких «неспецифических» отделах мозга животных нейроны-детекторы. В тех же случаях, когда нейроны, избирательно реагирующие на коммуникационные сигналы, все же были найдены — например, в коре головного мозга (Newman, Wollberg, 1973; Куликов, Клименко, 1982), в ряде структур лимбической системы (Sawa, Delgado, 1963; O'Keefe, Bouma, 1969) — оказалось, что их процент очень

мал, а специфичность реагирования таких нейронов выявляется к весьма небольшому числу сигналов.

В целом еще не представляется возможным однозначно говорить о способах кодирования мозгом сложных акустических сигналов. Очевидно, процесс описания биологически значимых сигналов (сложных звуков) опосредован сложной сетью взаимодействия нейронов (совокупной активностью структурно-функциональных объединений) головного мозга.

Сущность процесса анализа и декодирования акустической информации не может быть понята без исследований особенностей восприятия сложных звуков на уровне целостного организма. Несмотря на актуальность данного направления, работы в этом плане только начинаются. Наиболее изученным, но особым вопросом является восприятие животными звуков речи и их моделей. В ряде исследований показано, что млекопитающие способны к категориальному распознаванию звуков речи человека. Этот факт был продемонстрирован в экспериментах на грызунах, хищных и приматах. Так, в опытах с шиншиллами было обнаружено, что при предъявлении континуума слогов [ta—da], различающихся по времени голосового вступления, животные делили сигнал в основном по изменению момента включения голоса в области 30 мс, что близко к фонемной границе между [da] и [ta]. Гласные звуки [a] и [i] шиншиллы безошибочно различали по их формантной структуре, различение было инвариантно по отношению к основной частоте голоса, тембру и к уровню звукового давления сигнала (Burdick, Miller, 1975; Miller, 1976; Kühl, 1981). В экспериментах А. В. Бару (1978) собаки могли категориально различать основные кардинальные гласные. При этом границы категорий были близки к границам, выделяемым человеком. Соответственно фонетической идентификации, проводимой человеком, способны разделять на категории звуки и приматы (Dewson et al., 1969; Morse, Snowdon, 1975; Sinnott et al., 1976; Waters, Wilson, 1976; Kühl, Radden, 1983). Следовательно, имеющиеся экспериментальные данные по восприятию сложных звуков млекопитающими позволяют предположить сходство базовых принципов анализа физических характеристик акустических стимулов слуховой системой животных и человека.

На основании данных о том, что у животных имеется предрасположенность к восприятию категорий речевых звуков, некоторые исследователи (Stevens, 1973; Kühl, 1979) предполагают, что репертуар речевых звуков в процессе эволюции первоначально прошел отбор. Именно поэтому они так идеально соответствуют слуховой системе.

Второе направление исследований восприятия сложных звуков основано на изучении последствий предъявления естественных и синтезированных коммуникационных сигналов животных в условиях их свободного или заранее сформированного поведения. Использование в таких работах синтезированных сигналов — чрезвычайно плодотворный подход. Он позволяет в пода-

ваемом звуковом стимуле произвольно изменять любой параметр, сохраняя или исключая другие параметры. Короче говоря, поступать точно так же, как поступают в классических исследованиях по опознанию зрительных образов.

Как было продемонстрировано выше, многие виды животных способны избирательно реагировать на некоторые внутривидовые акустические сигналы. Благодаря этому в экспериментах по предъявлению животным коммуникационных сигналов и их моделей удалось выделить эффективные, или биологически наиболее значимые, признаки таких раздражителей. В связи с этим уместно указать на существующее представление о том, что число признаков, по которым животные надежно различают коммуникационные сигналы, должно быть небольшим. При этом предполагается, что для того чтобы не нарушалось требование об эффективности и надежности передачи информации, увеличение репертуара звуков, издаваемых животными, должно идти по пути генерации звуков, представляющих континуум и изменяющихся по одному или двум параметрам (Snowdon, 1979). Именно поэтому континуальность (или градуальный характер) звуковых сигналов животных (и в первую очередь приматов) является, как считают некоторые исследователи, хорошей основой для развития в процессе эволюции речи человека.

Среди млекопитающих одни из первых исследований по выявлению наиболее значимых для животных признаков звуковых коммуникационных сигналов проводились на обезьянах саймири. Среди обширного репертуара этих животных исследователей больше всего заинтересовал так называемый сигнал изоляции, который издают обезьяны, оказавшиеся в одиночестве. С целью его изучения были поставлены эксперименты с использованием условнорефлекторной методики (Symmes, Newman, 1974). В частности, при подаче с динамика сигнала изоляции подопытных животных обучали перепрыгивать с одной жердочки на другую. Такую реакцию обезьян на звуковой сигнал подкрепляли слабым ударом тока. После выработки у животных прочного двигательного условного рефлекса на данный звуковой стимул им дали прослушать его различные звуковые модели. В результате было установлено, что они руководствовались информацией, содержащейся лишь в начальной части звука. Однако следует заметить, что схема проведения опыта сама по себе создавала возможность животным опознавать сигналы только по их начальным участкам.

Интересные исследования были проведены на индийском, свинохвостом и японском макаках (Zoloth et al., 1979). Особи японского макака при общении друг с другом используют сложные и тонкие различия в структуре звуковых сигналов. Один из десяти выделенных биоакустиками типов сигналов, используемых этим видом макак, называют просто «ку». Действительно, для человека все «ку» макак звучат практически одинаково. Лишь на основе тщательного аппаратурного анализа среди них удалось выделить семь подтипов сигналов. Формальным структурным

признаком двух подтипов сигналов является положение максимального значения основной частоты: в одном подтипе «ку» он находится в первой части звука, а во втором варианте сигнала — в его заключительной части. Для того чтобы проверить, используется ли этот структурный признак при классификации сигналов самими животными, обезьянам давали прослушать несколько групп звуков, сформированных в соответствии с двумя указанными выше разными критериями. Было показано, что японские макаки легко обучались опознавать сигналы группы, сформированной по признаку положения пика основной частоты. Однако если в качестве структурного признака предлагалось значение начальной частоты звука, то животные при обучении испытывали большие трудности. При этом выяснилось, что другие виды макак (свинохвостый и индийский) иначе решают задачу по опознаванию звуков. Они значительно быстрее, чем японские макаки, обучались различать сигналы «ку» по высоте, чем по положению пика основной частоты. Таким образом, два рассмотренных признака сигналов «ку» оказались неравноценными при их восприятии разными видами макак.

Примером работ, использующих естественные реакции животных на коммуникационные сигналы, являются исследования, проведенные на карликовых игрунках — обезьянах, входящих в семейство мармозеток (Snowdon, Pola, 1978). При поиске наиболее значимых признаков внутривидовых акустических сигналов игрунок экспериментаторы в качестве критерия опознавания животными сигнала использовали их голосовой ответ. В процессе опытов обезьянам давали прослушать синтезированные варианты их естественных криков, в которых произвольно и независимо меняли длительность, частотный диапазон, частоту модуляции и центральную частоту. Характер ответов животных на эти стимулы показал, что физические характеристики сигналов могут изменяться в весьма больших пределах, прежде чем у обезьян исчезнет адекватная реакция на них. Однако несмотря на такое безразличие животных к изменению слышимых ими сигналов, их звуковые ответы всегда четко отражали границы, заложенные в основу восприятия игрунками этих звуков. Так, например, при возрастании длительности сигнала от 176 до 249 мс характер и вероятность реагирования животных практически не меняются. Но дальнейшее, хотя и совсем незначительное —всего на 8 мс, удлинение звука приводило к резкому падению числа ответов животных. Столь же резкие границы восприятия обнаружены при изменении диапазона частот и частотной модуляции сигнала. С другой стороны, для прочих физических параметров сигнала, например для значения центральной частоты, не обнаружилось таких резких границ.

Сходная поведенческая методика позволила выявить структурные признаки, по которым другой вид обезьян — каллимико распознает два типа сигналов предупреждения об опасности — воздушного и наземного хищника (Masataka, 1983). Эти комму-

никационные сигналы различаются по целому ряду физических характеристик — длительности, центральной частоте, глубине частотной модуляции, выраженности шумового участия. Было показано, что для распознавания данных типов звуков каллимико используют только один акустический параметр — глубину частотной модуляции.

Метод предъявления синтезированных моделей акустических сигналов был использован в экспериментах по выявлению информативных признаков в сигналах детенышей млекопитающих. Подобные исследования основаны на естественной реакции фонотаксиса самок, возникающей в ответ на предъявление сигналов детенышей (Smith, 1973; Solmsen, Apfelbach, 1979; Berryman, 1981; Ehret, Haack, 1982; Мовчан, 1983а, 1983б; Мовчан, Коротецкова, 1984). Было показано, что для того чтобы взрослые особи отнесли данный акустический стимул в категорию сигналов детенышей, важны как спектральные, так и временны́е характеристики звуков (Smith, 1973, 1975; Ehret, Haack, 1982; Мовчан, 1983б). Однако ведущую роль при этом играют все же спектральные свойства сигнала (Мовчан, 1983а; Мовчан, Коротецкова, 1984).

* * *

Анализ представленных выше данных показывает, что имеющиеся сведения недостаточны для того, чтобы сформулировать выводы о принципах опознавания млекопитающими акустических коммуникационных сигналов. Можно лишь отметить, что животные, очевидно, проводят довольно подробную классификацию звуков и выделяют различные типы коммуникационных сигналов. В ходе дифференцирования звуков одни структурные признаки используются млекопитающими для отнесения сигналов к отдельным классам сообщений, в то время как другие — для оценки эмоционального состояния или индивидуального опознавания по голосу. Полученные результаты свидетельствуют о том, что при опознавании различных коммуникационных сигналов животные могут использовать как временны́е (длительность), так и спектральные (размах частотной модуляции, абсолютное значение частоты заполнения) параметры. Однако сведения об информативных признаках в настоящее время все же остаются весьма ограниченными, так как они касаются только какого-либо одного класса акустических сигналов данного вида животных. Неясно, используются ли одни и те же, или, напротив, различные структурные признаки при опознавании различных акустических сигналов у разных видов млекопитающих. По-видимому, ответы на эти вопросы можно получить при сравнительном изучении восприятия коммуникационных сигналов различными представителями класса млекопитающих, отличающихся как систематическим положением, так и уровнем акустической специализации. Подобные работы в последние годы проводятся на насекомоядных, грызунах, хищных и парнокопытных (Мовчан и др., 1982). В экспериментах использовались как естественные, так и экспери-

ментально созданные (условнорефлекторные) реакции животных на различные типы акустических коммуникационных сигналов.

Показано, что изменения в больших пределах значений спектральных максимумов в рассмотренных сигналах достоверно не отражаются на правильности реакций исследованных видов животных. С другой стороны, при изменении степени выраженности формантных частот и в ряде случаев искажений свойственной коммуникационному сигналу картины распределения во времени уровней спектральных максимумов животные не воспринимают данный сигнал как входящий в категорию ранее предъявленных вокализаций. Обнаружена инвариантность опознавания животными рассмотренных коммуникационных сигналов по отношению к амплитудно-временны́м характеристикам и частотной модуляции.

ЛИТЕРАТУРА

Альтман Я. А. О соотношении классических центров слухового пути и некоторых «неспецифических» структур мозга в организации слуховой функции животных. — В кн.: Сенсорные системы. Л., 1978, с. 3—17.

Альтман Я. А. Локализация движущего источника звука. Л., 1983. 176 с.

Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. 1-е изд. Л., 1970. 378.

Айрапетьянц Э. Ш., Константинов А. И. Эхолокация в природе. 2-е изд. Л., 1974. 512 с.

Бибиков Н. Г. Механизмы разделения признаков акустического сигнала в слуховой системе животных. М., 1978. 97 с.

Богословская Л. С., Солнцева Г. Н. Слуховая система млекопитающих. М., 1979. 240 с.

Вартанян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л., 1978. 152 с.

Васильев А. Г. Слуховая эхолокационная система летучих мышей. Л., 1983. 208 с.

Гершуни Г. В. Слух и биологическое звукоизлучение. — Вестн. АН СССР, 1968, с. 69—77.

Гершуни Г. В., Мальцев В. П. Некоторые общие характеристики последовательности импульсов в биоакустических сигналах. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1973, т. 9, с. 162—176.

Гольцман М. Е., Наумов Н. П., Никольский А. А., Овсянников Н. Г., Пасхина Н. М., Смирин В. М. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.). — В кн.: Поведение млекопитающих. М., 1977, с. 5—69.

Жантиев Р. Д. Биоакустика насекомых. М., 1981. 256 с.

Зворыкин В. П. Морфологические основы локационных и ультразвуковых свойств летучих мышей. — Архив. анат., гистол. и эмбриол., 1959, т. 36, вып. 5, с. 19—25.

Константинов А. И. Развитие эхолокации у летучих мышей в постнатальном онтогенезе. — Вестн. ЛГУ, 1973, № 3, с. 67—77.

(*Константинов А. И.*) *Konstantinov A. I.* Development of echolocation in bats in postnatal ontogenesis. — Period. biologorum., 1973, vol. 75, p. 13—17.

Константинов А. И. Этапы эволюции акустической локации у наземных позвоночных. — В кн.: Механизмы нервной деятельности. Л., 1977, с. 168—184.

Константинов А. И. Причины возникновения эхолокации у рукокрылых. — В кн.: Вопросы териологии (рукокрылые). М., 1980, с. 271—276.

Константинов А. И. Эхолокация животных. М., 1982. 64 с. (Серия: Биология, вып. 1).

Константинов А. И. Эволюция сонарных систем у животных. — В кн.: Биологические анализаторы и поведение. Л., 1984, с. 54—61.
Константинов А. И., Макаров А. К. Эхолокационные сигналы некоторых отечественных видов гладконосых летучих мышей (сем. Vespertilionidae). — В кн.: Вопросы сравнительной физиологии анализаторов. Вып. 3. Эхолокация летучих мышей. Л., 1973, с. 29—44.
Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В. Принципы и основные характеристики доплеровской эхолокационной системы подковоносов. — В кн.: Вопросы териологии (рукокрылые). М., 1980, с. 208—212.
Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В., Липманова Е. Э. Доплеровские эхолокационные системы животных. — В кн.: Проблемы нейрофизиологии. Нервная система. Вып. 20. Л., 1978, с. 46—58.
Константинов А. И., Макаров А. К., Соколов Б. В., Саноцкая Н. Н. Физиологические механизмы использования эффекта Доплера в эхолокации летучих мышей *Rhinolophus ferrum-equinum*. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1976, т. 12, с. 466—472.
Константинов А. И., Мовчан В. Н. Адаптация слуховой системы диких видов грызунов к условиям среды обитания. — В кн.: Сенсорные системы. Л., 1978, с. 34—46.
Константинов А. И., Мовчан В. Н. Частотные настройки слуховой системы млекопитающих (насекомоядные, рукокрылые, грызуны). — В кн.: Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л., 1980, с. 107—121.
Константинов А. И., Мовчан Е. В. Роль слуховой области коры и заднего двухолмия в регуляции эхолокационного процесса у летучей мыши *Rhinolophus ferrum-equinum*. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1984, т. 20, с. 70—78.
Константинов А. И., Мовчан В. Н. Звуки в жизни зверей. Л., 1985. 303 с.
Куликов Г. А., Клименко В. Ю. Реакции нейронов сенсомоторной коры мозга кошки на видоспецифические вокализации. — ДАН СССР, 1982, т. 264, с. 740—744.
Ланкин В. С., Науменко Е. В. Эмоциональный стресс у овец, вызванный видоспецифическими звуковыми сигналами. — Журн. высш. нерв. деят., 1978, т. 28, с. 994—997.
Лисицина Т. Ю. Поведение и звуковая сигнализация северного морского котика *Callorhinus ursinus* на лежбищах. — Зоол. журн., 1973, т. 52, с. 1220—1228.
Макаров А. К., Соколов Б. В. Компенсация доплеровских сдвигов эхолокационной системой подковоносных летучих мышей при движении с ускорением. — В кн.: Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л., 1980, с. 65—72.
Мальцев В. П. Различение крысой акустических болевых сигналов детенышей. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 617—729.
Мангер А. П. Структурно-функциональные преобразования гортани млекопитающих в эволюции. — В кн.: Макроэволюция: Материалы I Всесоюз. конференции по проблемам эволюции. М., 1984, с. 214—215.
Мовчан В. Н. Исследование биологически значимых признаков в акустических сигналах дискомфорта детенышей полевок. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1983а, т. 18, с. 197—200.
Мовчан В. Н. Поведенческие реакции кошек на простые модели акустических сигналов котят. — Журн. высш. нерв. деят., 1983б, № 3, с. 752—754.
Мовчан В. Н., Коробкова А. М. Исследование звуковых реакций арктических сусликов (Sciuridae, Rodentia). — Зоол. журн., 1981, т. 60, с. 1829—1840.
Мовчан В. Н., Коробкова А. М. Влияние разных по биологической значимости стимулов на частоту сердечных сокращений грызунов. — Вестник ЛГУ, 1985, № 17, с. 53—57.
Мовчан В. Н., Коротецкова Л. В. Ведущие структурные признаки акустических сигналов дискомфорта детенышей орешниковой сони *Muscardinus avellanarius*. — Вестн. ЛГУ, 1984, № 5, с. 66—73.
Мовчан В. Н., Коротецкова Л. В., Орлова И. Н., Шибков А. А. Сравнитель-

ные исследования распознавания акустических коммуникационных сигналов и их моделей млекопитающими. — В кн.: Вопросы эволюционной физиологии: Тезисы сообщений XIII совещания по эволюционной физиологии. Л., 1982, с. 213.

Мовчан В. Н., Опахова В. Р. Исследование акустической сигнализации кошачьих (семейство Felidae) в условиях зоопарка. — Зоол. журн., 1981, т. 60, с. 601—608.

Мовчан В. Н., Шибков А. А. Структурные особенности акустических сигналов землероек (Soricidae). — Зоол. журн., 1982, т. 61, с. 1695—1705.

Мовчан Е. В. Влияние разрушения задних холмов четверохолмия на функционирование эхолокационной системы подковоносных летучих мышей. — Нейрофизиология, 1980, т. 12, с. 383—389.

Мовчан Е. В. Участие слуховых центров подковоносных летучих мышей в эхолокационном слежении за движущейся целью. Нейрофизиология, 1984, т. 16, с. 737—745.

Никольский А. А. Адаптивная изменчивость параметров звуковых сигналов наземных млекопитающих как объект моделирования. — В кн.: Бионика. М., 1973, т. 4, с. 88—94.

Никольский А. А. Основные модификации брачного крика самцов бухарского оленя (*Cervus elaphus bactrianus*). — Зоол. журн., 1975, т. 54, с. 1897—1900.

Никольский А. А. Вокализация и звуковая сигнализация грызунов. — В кн.: Фауна и экология грызунов. Вып. 14. М., 1980, с. 5—43.

Никольский А. А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984. 200 с.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978. 304 с.

Переладова О. Б. Пространственно-временная динамика рева кавказского и бухарского оленя. — В кн.: Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникационные процессы у млекопитающих. М., 1981, с. 182—244.

Переладова О. Б., Око Р. А. Ситуативные изменения временных характеристик предупреждающего об опасности сигнала настоящих оленей. — Биол. науки, 1981, № 8, с. 40—46.

Радионова Е. А. Отражение периодической структуры сложных звуковых сигналов в суммарной активности нейронов заднего холма кошек. — Физиол. журн. СССР, 1981, т. 67, с. 1620—1685.

Свиженко В. А. Методические особенности анализа биоакустических сигналов. М., 1983, 21 с. Рукопись деп. в ВИНИТИ, № 5833.

Соколов В. Е. Химическая коммуникация млекопитающих. — В кн.: Успехи современной териологии. М., 1977, с. 229—255.

Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Зинкевич Э. П. Феромоны и поведение млекопитающих. Роль обонятельных стимулов в агрессивном поведении домовых мышей. — В кн.: Экологические основы управления поведением животных. М., 1980, с. 168—185.

Соколова Н. Н., Куликов Г. А. Акустические сигналы домашней кошки (*Felis catus*). — Вестн. ЛГУ, 1982, № 15, с. 67—81.

Фирсов Л. А., Плотников В. Ю. Голосовое поведение антропоидов. Л., 1981. 72 с.

Aitkin L. M., Gates G. R., Keyen C. E. Some peripheral auditory characteristics of marsupial brush-tailed possum, *Trichosurus vulpecula*. — J. Exp. Zool., 1979, vol. 196, p. 314—322.

Allin J. T., Banks E. M. Functional aspects of ultrasound production by infant albino rats (*Rattus norvegicus*). — Anim. Behav., 1972, vol. 20, p. 175—185.

Baldwin J. D., Baldwin J. I. Vocalization of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Southwestern Panama. — Folia primatol., 1976, vol. 26, p. 81—108.

(*Beranek L.*) *Беранек Л.* Акустические измерения. М., 1952. 626 с.

Berryman J. C. Guinea pig responses to conspecific vocalizations playback experiments. — Behav. and Neural. Biol., 1981, vol. 31, p. 476—482.

Brown A. M., Pye J. D. Auditory sensitivity at high frequencies in mammals. — Adv. in Comp. Physiol. and Biochem., 1975, vol. 6, p. 1—73.

Bruns V. Peripheral auditory tuning for fine frequency analysis by the CF-FM bat, *Rhinolophus ferrum-equinum*. I. Mechanical specialisations of cochlea. II. Frequency mapping in the cochlea. — J. Comp. Physiol., 1976, vol. 106, p. 77—86, 87—97.

Burdick C. K., Miller J. D. Fpeech perception by the chinchilla: discrimination of sustained [a] and [i]. — J. Acoust. Soc. Amer., 1975, vol. 58, p. 415—427.

Busnel R. G., Lehmann A. Acoustic signals in mouse maternal behavior: retreiving and cannibalism. — Z. Tierpsychol., 1977, Bd 45, S. 321—324.

Cheney D. L., Seyfarth R. M. Vocal recognition in free-ranging vervet monkeys. — Anim. Behav., 1980, vol. 28, p. 362—367.

Cheney D. L., Seyfarth R. M. How vervet monkeys perceive their grunts: field playback experiments. — Anim. Behav., 1982, vol. 30, p. 739—751.

Cherfas J. Voice in the wilerness. — New Science, 1980, vol. 86, p. 303—308.

Cleveland J., Snowdon Ch. T. The complex vocal repertoire of the adult cottontop tamarin (*Saguinu oedipus oedipus*). — Z. Tierpsychol., 1982, Bd 58, S. 231—270.

Collias W. S. An ecological and functional classification of animal sounds. — In: Animal sounds and commun. Washington, 1960, p. 368—391.

Colvin M. A. Analysis of acoustic structure and function in ultrasounds of neonatal Microtus. — Behavior, 1973, vol. 44, p. 234—263.

Conely L., Bell R. W. Neonatal ultrasounds elicited by odor cues. — Dev. Psychobiol., 1978, vol. 11, p. 193—198.

Depputte B. L., Goustard M. Etude du repertoire vocal du gibbon & favoris blancs (*Hylobates concdor leucogenys*): Analyse structurale des vocalisations. — Z. Tierpsychol., 1978, Bd 48, S. 225—250.

Dewson J. H., Pribram K. H., Lynch J. C. Effect of ablations of temporal cortex upon speech sound discrimination in the monkeys. — Exp. Neuorl., 1969, vol. 24, p. 579—591.

Ehret G., Haack B. Ultrasound recognition in house mice: key-stimulus configuration and recognition mechanism. — J. Comp. Physiol., 1982, vol. 148A, p. 245—251.

Eisenberg J. F. The function and motivational basis of hystricomorpha vocalizations. — Symp. Zool. Soc. [London], 1974, vol. 34, p. 211—247.

Eisenberg J. F., Collins L. R., Wemmer C. Communication in the tasmanian devil (*Sacrophilus harrisisii*) and a survey of auditory communication in the marsupialia. — Z. Tierpsychol., 1975, Bd 37, S. 379—399.

Eisenman L. M. Vocal communication in primates. — Sens. Syst. Primates, 1978, vol. 1, p. 93—108.

Elwood R. W. Ultrasound and maternal behavior in the Mangolian gerbil. — Dev. Psychobiol., 1979, vol. 12, p. 281—284.

Emmons L. H. Sound communication among African Rainforest squirrels. — Z. Tierpsychol., 1978, vol. 47, p. 1—49.

Evans E. F. Neural encoding of speech signals at peripheral and central levels of auditory system. — In: Cognitive Repres. Speech. Amsterdam, 1981, p. 239—244, 255—262.

Feroy J. Communication acoustique et socialite cher les mammiferes terrestres.— J. Psychol. Norm. et Pathol., 1982, vol. 79, p. 5—35.

Floody O. R. The hormonal control of ultrasonic communication in rodent. — Amer. Zool., 1981, vol. 21, p. 129—142.

Fourie P. B. Acoustic communication in the rock hyrax, *Procavia capensis*. — Z. Tierpsychol., 1977, Bd 44, S. 194—219.

Gates G. R., Saunders C., Bock G. R. Peripheral auditory function in the platypus *Ornithorhynchus anatinus*. — J. Acoust. Soc. Amer., 1974, vol. 56, N 1, p. 152—156.

Geyer L. Olfactory and thermal influences on ultrasonic vocalizations during development in rodents. — Amer. Zool., 1979, vol. 19, p. 420—431.

Glasersfeld E. Signs, communication and language. — J. Hum. Evol., 1974, vol. 3, p. 465—474.

Glass I., Wollberg Z. Lability in the responses of cells in the auditory cortex

of squirrel monkeys to species-specific vocalizations. — Exp. Brain. Res., 1979, vol. 34, p. 489—498.
Glass I., Wollberg Z. Auditory cortex responses to sequences of normal and reversed squirrel monkey (*Saimiri scuireus*) vocalizations. — Brain, Behav. and Evolut., 1983, vol. 22, p. 13—21.
Gouzoules S., Gouzoles H., Marler P. Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruiment of agonistic aid. — Anim. Behav., 1984, vol. 32, p. 182—193.
Griffin D. R. Listening in the dark. New Haven, 1958. 413 p.
Griffith M. Echidnas. Oxford, 1968. 282 p.
Grinnel A. D. The neurophysiology of audition in bats. — J. Physiol., 1963, vol. 167, p. 38—127.
Gyger M., Schenk F. Effect des traces d'un congeren sur production d'ultrasons du Mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* L.). — Behav. Proc., 1980, vol. 5, p. 311—322.
Harris M. A., Murie J. O., Runcan J. A. Responses of Columbian Ground Squirrels to playback of recorded calls. — Z. Tierpsychol., 1983, Bd 63, S. 318—330.
Heffner R., Heffner H. Hearing in the elephant (*Eléphas maximus*). — Science, 1980, vol. 208, N 4443, p. 518—520.
Hillowala R. A., Lass N. J. Spectrographic analysis of laryngeal air sac resonance in rhesus monkey. — Amer. J. Phys. Antropol., 1978, vol. 49, p. 129—131.
Hutterer R., Vogel P. Abwerharlante afrikanischer Spitzmäuse der Gattung Procidura Wagher, 1832 und ihre systematische Bedentung. — Bonn. Zool. Beitr., 1977, Bd 28, S. 218—227.
John W., Gregory S., William A. Response of mule deer to tape recorded fawn distress calls. — Wildlife Soc. Bull., 1978, vol. 6, p. 169—170.
Johst V. Neue Befunde zur «Reizsummenregel» additive Verrechnung artspezifischer akustischer und optischer Signal Inputs bei der Schermaus *Arvicola terrestris* (L.). — Biol. Zentr., 1978, Bd 97, S. 257.
Jurgens U. Vocalizations as an emotional indicator: a neuroethological study in the squirrel monkey. — Behavior, 1979, vol. 69, p. 88—117.
Kaplan J. N., Winship-Ball A., Sim L. Maternal discrimination of infant vocalisations in squirrel monkeys. — Primates, 1978, vol. 19, p. 187—193.
Kay R. H. Hearing of modulation in sounds. — Physiol. Rev., 1982, vol. 62, p. 894—975.
Keidel W. D. Infromation processing in the higher parts of the auditory pathway. — Commun. and Cybern., 1974, vol. 8, p. 216—226.
Kelemen G. Comparative anatomy and performance of the vocal organ in vertebrates. — In: Acoustic behaviour of animals. Amsterdam, 1963, p. 489—521.
Kiley M. The vocalization of ungulates : their causation and funktion. — Z. Tierpsychol., 1972, Bd 31, S. 171—222.
Kleese D., Hull E. Adult responsiveness to ultrasonic signals from gebrils of varying ages: parity, gender and housing effects. — Dev. Psychobiol., 1980, vol. 13, p. 233—241.
Klingholtz F., Meynhardt H. Lautinventare der Säugetierediscret oder Kontinuierlich? — Z. Tierpsychol., 1979, Bd 50, S. 250—264.
Kühl P. K. Models and mechanisms in speech perception. — Brain. Behav. Zool., 1979, vol. 16, p. 374—408.
Kühl P. K. Discrimination of speech by nonhuman animals : Basis auditory sensitivities conductive to the perception of speech sound categories. — J. Acoust. Soc. Amer., 1981, vol. 70, p. 340—349.
Kühl P. K., Radden D. M. Enhanced discriminability at the phonetic boundaries for the place feature in macaques. — J. Acoust. Soc. Amer., 1983, vol. 73, p. 1003—1010.
Lange B. Experimentelle Untersuchungen über Herzfrequenzänderunger bei Angebot akustischer signall an *Cavia aperea* mit Hilfe EKG. — Wiss. Z. Humbold, 1972, Bd 21, S. 393—398.

Lay D. M. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gebilline rodents. — J. Morphol., 1972, vol. 137, p. 41—118.

Leger D. W., Owings D. H. Response to alarm calls by California ground squirrels: effects of call structure and maternal status Behav. Ecol. and Sociobiol., 1978, vol. 3, p. 177—186.

Leger D. W., Owings D. H., Boal L. M. Contextual information and differential responses to alarm whistles in California ground squirrels. — Z. Tierpsychol., 1979, Bd 49, S. 142—155.

Leger D. W., Owings D. H., Gelfard D. L. Single-note vocalizations of California ground squirrels: graded signals and situations specificity of predator and socially evoked calls. — Z. Tierpsychol., 1980, Bd 52, S. 227—246.

Lerner P. Coyote vocalizations : a lexicon and comparisons with other canids. — J. Anim. Behav., 1978, vol. 26, p. 412—722.

Levick J. P. Maternal response to neonate vocalizations in Ord's Kangaroo rat (*Dipodomys ordii*). — South-West Natur., 1982, vol. 27, p. 122—123.

Manley J. A. Unit-activity in the inferior colliculus of squirrel monkeys elicited by species-specific vocalizations. — Neurosci. Lett., 1979, vol. 13, Suppl. N 3, p. 3.

Manley J. A., Mueller-Preuss P. Response variability in the mammalian auditory cortex: an objection to feature detection? — Fed. Proc., 1978, vol. 37, p. 2355—2359.

Marler P. Vocalisations of East African Monkeys. I. Red Colobus. — Folia Primatol., 1970, vol. 13, p. 81—91.

Marler P., Hobbert L. Individuality in a long-range vocalization of wild chimpanzes. — Z. Tierpsychol., 1975, Bd 38, S. 97—109.

Marten K., Marler P. Sound transmission and its significance for animal vocalization. — Behav. Ecol. and Sociobiol., 1977, vol. 2, p. 211—230.

Maryama N., Saitoh K., Kudoh M. Unit responses of the cat's auditory cortex to synthesized formats. — Proc. Jap. Acad., 1979, vol. 55, p. 413—417.

Masataka N. A field study on vocalizations of Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). — Primates, 1982, vol. 23, p. 206—219.

Masataka N. Categorical responses to natural and synthesized alarm calls in Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). — Primates, 1983, vol. 24, p. 40—51.

Maspfuhl B. Kardiotachographische Reactionsanalysen an Meerschweinchen (*Cavia aperea*) bei Akustischeu Stimulation. — Biol. Zbl., 1978, Bd 97, S. 307—315.

Masterton B., Heffner H., Ravizza R. The evolution of human hearing. — J. Acoust. Soc. Amer., 1969, vol. 45, p. 966—985.

Maurus M., Pruscha H., Wiesner E., Geisseler B. Categorization of behavioural repertoir with respect to communicative meaning of social signals. — Z. Tierpsychol., 1979, Bd 51, S. 48—57.

Meier M., Steppuhn U., Rick W. Automatic recognition of squirrel monkey vocalization by means of filterbank. — Experimentia, 1979, vol. 35, p. 1342—1343.

Meynhardt H. Untersuchungen zur akustischen, olfactorischen und visuellen Kommunication des Europäischen Wildschweines (*Sus strofa* L.). — Beitr. Forstwirtschaft, 1980, Bd 14, S. 72—82.

Miller J. D. Perception of speech sounds in animals: evidence for speech processing by mammalian auditory mechanisms. — Life Sci. Res., 1976, N 5, p. 49—58.

Möhres F. P. Communicative character of sonar signals in bats. — Anim. Sonar Syst., 1976, vol. 2, p. 939—948.

Moles A. Animal language and intonation theory. — In: Acoust. behav. of animals. Amsterdam; London; New York, 1963, a. 112—131.

Möller A. Neurophysiological basis of discrimination of speech sounds. — Audiology, 1978, N 17, p. 1—19.

Möller A. Auditory physiology. New York, 1983. 305 p.

Morse P. A., Snowdon C. T. An investigation of categorical speech discrimination by rhesus monkeys. — Percept., Psychophys., 1975, N 17, p. 9—16.

Morton E. S. On the occurence and significance of motivation — structural rules in some bird and mammals sounds. — Amer. Natur. 1977, vol. 111, N 981, p. 855—869.
Neuweiler G. Neurophysiologische Untersuchungen zum Echoortungssystem der großen Hufeisennase *Rhinolophys ferrum-equinum.* — Z. vergl. Physiol., 1970, Bd 67, S. 273—306.
Newman J. D., Bullock T. H., Capranica R. R. Biological filtering and neural mechanisms: Recognition of complex acoustic signals. — Life Sci., 1977, N 5, p. 279—306.
Newman J. D., Lindsley D. F. Responses to species-specific vocalizations of single units in the squirrel monkey front lobe. — Exp. Brain Res., 1975, vol. 23, Suppl., p. 148.
Newman J. D., Wollberg Z. Responses of single neurons in the auditory cortex of squirrels monkeys to variants of single call type. — Exp. Neurol., 1973, vol. 40, p. 821—824.
Nyby J., Wysocki Ch., Whitney G., Dizino G. Pheromonal regulation of male mouse ultrasonic courtship (*Mus musculus*). — Anim. Behav., 1977, vol. 25, p. 333—341.
O'Keefe J., Bouma H. Complex sensory properties of certain amygdala units in the freely moving cat. — Exp. Neurol., 1969, vol. 23, p. 384—398.
Pettijohn T. F. Reaction of parents to recorded infant Guinea-pig distress vocalization. — Behav. Biol., 1977, vol. 21, p. 437—442.
Ravizza R. J., Heffner H. E., Masterton B. Hearing in primitive mammals. I: Opossum (*Didelphis virginianus*). — J. Aud. Res., 1969, vol. 9, p. 1—7.
Richards D. L., Wiley R. H. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: Implications for animal communication. — Amer. Nat., 1980, vol. 15, p. 381—399.
Robinson S. R. Alarm communication in Belding's ground squirrels. Z. Tierpsychol., 1981, Bd 56, S. 150—168.
Rupert A. L., Caspary D. M., Moushegian G. Response characteristics of cochlear nucleus neurons to vowel sounds. — Ann. Otol. Rhinol. and Laryngol., 1977, vol. 86, p. 77—78.
Rux D. Untersuchungen zur akustischen Kommunication der Säugetiere im Raum-System. — Zool. Anz., 1980, Bd 204, S. 295—318.
Sawa M., Delgado J. M. R. Amygdala unitary activity in the unrestrained cat. — J. EEG and clin. Neurophysiol., 1963, vol. 15, p. 637—650.
Schenk F. Ultrasound production from the isolated adult wood mouse in various surrounding. — Beh. Biol., 1978, vol. 22, p. 219—223.
Schnitzler H. U. Kompensation von Dopplereffekten bei Hufeisen-Fledermäusen. — Natutwissenschaften, 1967, Bd 54, S. 523.
Schnitzler H. U., Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (*Chiroptera-Rhinolophidae*) in verschiedenen Orientierungssituationen.— Z. vergl. Physiol., 1968, Bd 57, S. 376—408.
Schnitzler H. U. Control of Doppler shift compensation in the greater horseshoe bat *Rhinolphus ferrum-equinum.* — J. Comp. Physiol., 1973, vol. 82, p. 79—92.
Schwagmeyer P. Alarm calling behavior of the thirteen-lined ground squirrel, *Spermophilus tridecemlineatus.* — Behav. Ecol. and Sociobiol., 1980, vol. 7, p. 195—200.
Schwagmeyer P., Broun C. H. Conspecific reaction to playback of thirteen-lined ground squirrel vocalisations. — Z. Tierpsychol., 1981, Bd 56, S. 25—32.
Sebeok T. A. How animals communicate. Bloomington; London, 1977. 766 p.
Sewell G. D. Ultrasonic communication in rodents. — Nature, 1970, vol. 227, p. 410.
Seyfarth R. M., Cheney D. L., Marler P. Monkey responses to three different alarm calls: Evidence of predator classification and semantic communication. — Science, 1980a, vol. 207, p. 801—803.
Seyfarth R. M., Cheney D. L., Marler P. Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. — Anim. Behav., 1980b, vol. 28, p. 1070—1094.

Shalter M. D., Fentress J. C., Young G. N. Determinants of response of wolf-pups to auditory signals. — Behavior, 1977, vol. 60, part 1—2, p. 98—114.

Simmes D., Newman J. D., Talmage-Riggs G., Lieblick A. K. Individuality and stability of isolation pupsein squirrel monkeys. — Anim. Behav., 1979, vol. 27, p. 1142—1152.

Simmons J. A. Echolocation in bats: signal processing of echoes for target range. — Science, 1971, vol. 171, p. 925—928.

Simmons J. A. Response of Doppler echolocation system in the bat *Rhinolophus ferrum-equinum*. — J. Acoust. Soc. Amer., 1974, vol. 56, p. 672—682.

Sinnott J. M., Beecher M. D., Moody D. B., Stebbins L. D. Speech sound discrimination by monkeys and humans. — J. Acoust. Soc. Amer., 1976, vol. 60, p. 687—695.

Smith J. C. Sound communication in rodents. Sound reception in mammals. — In: Proc. Symp. London, 1974. London, 1975, p. 317—330.

Smith Ch. Structure and function of the vocalizations of tree squirrels (*Tamias ciurus*). — J. Mammal., 1978, vol. 59, p. 793—808.

Smith J. C. Sound production by infant *Peromyscus maniculatus* (Rodentia: Myomorpha). — J. Zool., 1972, vol. 1168, p. 369—379.

Smith J. C. Responses of adult mice to models of infant calls. — J. Comp. and Physiol., Psychol., 1973, vol. 90, p. 1105—1115.

Smith J. C. Factors affecting the transmission of rodent ultrasounds in natural environments. — Amer. Zool., 1979, Bd 19, S. 432—442.

Smith M. Behaviour of the Koala, *Phascolarctos cinereus* (Goldfuss) in captivity. III. Vocalizations. — Austral. Wildl. Res., 1980, vol. 7, p. 13—34.

Smith W. J., Smith S. L., Oppenheimer E. C., Devilla J. D. Vocalization of the black-tailed praire dog, *Cynomys ludovicianus*. — Anim. Behav., 1977, vol. 25, p. 152—164.

Snowdon Ch. Response of nonhuman animals to speech and species — specific sounds. — Bran., Behav. and Evolut., 1979, vol. 16, p. 409—429.

Snowdon Ch., Pola J. V. Interspecific and intraspecific responses to synthesized pygmy marmoset vocalizations. — Anim. Behav., 1978, vol. 26, p. 192—206.

Solmsen E., Apfelbach R. Brutpflegewirksame Komponenten im Weinen neonater Frettchen (*Mustela putorius f. furo* L.). — Z. Tierpsychol., 1979, Bd 50, S. 337—344.

Stevens K. W. Further theoretical and experimental bases for quantal places of articulation for consonants. — Q. Prog. Rep., 1973, vol. 108, p. 224—252.

Strother G. K. Note on the possible use of ultrasonic pulse compression by bats. — J. Acoust. Soc. Amer., 1961, vol. 33, p. 696—697.

Suga N. Specialization of the auditory system for reception and processing of species-specific sounds. — Fed. Proc., 1978, vol. 37, p. 2342—2354.

Symmes D. On the use of natural stimuli in the neurophysiologica studies of audition. — Hear. Res., 1981, vol. 11, p. 203—214.

Symmes D., Newman J. D. Discrimination of isolation peep variants by squirrel monkeys. — Exp. Brain Res., 1974, vol. 19, p. 365—376.

Tembrock G. Acoustic behaviour of mammals. — In: Acoustic behaviour of animals. Amsterdam, 1963, p. 751—786.

Tembrock G. Ritualisation und akustische Informationsübertragung bei Saugetieren. — Biol. Zbl., 1967, Bd 86, S. 529—548.

Tembrock G. Parameter für den Entwarf eines Modells biologischer Kommunikatienssysteme. — In: Biokybernetik. 1971. Jena, p. 64—76.

Tembrock G. Die Lautgebung der Caniden. Eine vergleichende Untersuchung. Milu, 1976, Bd 4, S. 1—44.

Tembrock G. Tierstimmenforschung: Eine Einfuhrung in die Bioakustik. Wittenberg Lutherstadt, 1977. 240 S.

Tembrock G. Bioakustik, Musik und Sprache. Berlin, 1978. 25 S.

Terkel J. G., Damassa D. A., Sanyer Ch. H. Ultrasonic cries from infant rats stimulate prolactation release in lactating mothers. — Hormones and Behav., 1979, vol. 12, p. 95—102.

Walser E. D., Walters E., Hague P. A statistical analysis of vocal communication between ewes and lambs. — Behavior., 1983, vol. 85, p. 146—156.
Waring G. H. Sound communications of black-tailed, white-tailed and gunnison's prairie dogs. — Amer. Mildl., 1970, vol. 83, p. 167—185.
Watanaba T. Fundamental study of the neural mechanisms in cats subserving the feature extraction process of complex sounds. — Jap. J. Physiol., 1972, vol. 22, p. 569—583.
Watanaba T., Kawahara H., Ohgushi K. Directional sensitivity in cat of collicular auditory neurons to FM sounds. — J. Aud. Res., 1978, vol. 18, p. 79—82.
Waters R. S., Wilson W. A. Speech perception by rhesus monkeys: The voicing distinction in synthesized labial and velar stop consonants. — Percept. and Psychophys., 1976, vol. 19, p. 285—289.
Watts C. H. S. Vocalizations of nine species of rat (Rattus, Muridae). — J. Zool., 1980, vol. 191, p. 531—555.
Webster D. B. The unusual anatomy of the kangaroo rat cochlea. — Amer. J. Anat., 1961, v. 139, p. 285.
Wemmer C., Collins L. Communication patterns in two phalangerid marsupials (*Trichosurus vulpecula*). — Saugetierkundliche Mitteilungen, 1978, Bd 26, S. 161—172.
Whitney G., Nyby J. Cues that elicit ultrasounds from adult male mice. — Amer. Zool., 1979, vol. 19, p. 457—463.
Zoloth S. R., Peterson M. R., Beecher M. D., Green S., Marler P., Moody D. B., Stebbins W. Species-specific perceptual processing of vocal sounds by monkeys. — Science, 1979, vol. 204, p. 870—873.

Глава 12

ПРОБЛЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ

Акустические раздражители внешней среды по степени эффективности влияния на поведение животных существенно различаются. Избирательность поведенческих реакций выявляется при их сравнении в условиях действия акустических стимулов, отличающихся по определенным параметрам. Поскольку

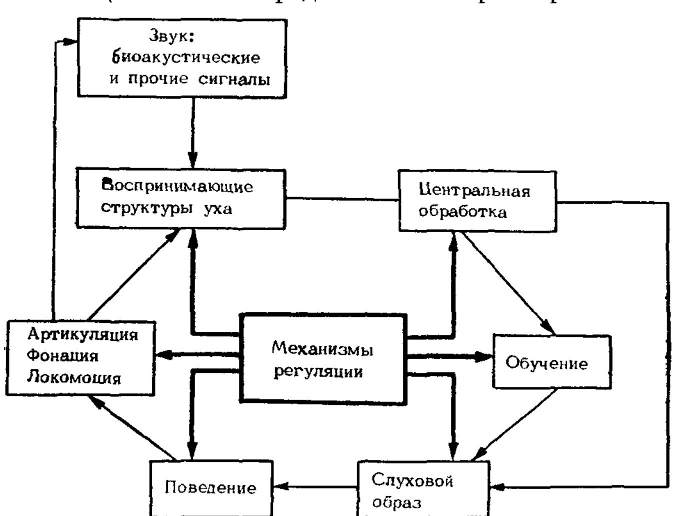


Рис. 83. Основные компоненты системы акустической коммуникации (по: Вартанян, 1982).

степень эффективности воздействия различных параметров на избранную для изучения форму поведения неодинакова, обычно выделяются сигнальные стимулы, которые рассматриваются как ключевые относительно запуска определенной реакции (Hinde, 1975). Особое место среди сигнальных стимулов занимают биоакустические сигналы, которые являются важнейшим компонентом специализированной системы звуковой коммуникации.

Звуковая коммуникация животных обеспечивается сложной многозвеньевой системой, включающей различные, но взаимо-

связанные компоненты (рис. 83). Это, во-первых, звук, как физическое явление и начальный элемент линии акустической связи. Это, во-вторых, слух, являющийся результатом совместной деятельности звуковоспринимающей рецепторной и мозговой анализирующей и интегрирующей систем. Наконец, третий компонент — обусловленное слуховым восприятием специфическое, так называемое акустическое поведение, включающее локомоцию и звукопродукцию (голос и артикуляцию). Последние, приобретая акустическое выражение, становятся биоакустическим видоспецифическим сигналом, несущим определенную эмоциональную и смысловую нагрузку. Как показано в специальных исследованиях и обзорах (Tinbergen, 1951, 1966; Hinde, 1975; Биоакустика, 1975), многие формы поведения обнаруживают высочайшую избирательность к соотношению физических параметров сигнальных стимулов, причем оказываются селективными как индивидуальные, так и видоспецифические поведенческие реакции.

Однако даже в тех случаях, когда сигнальные признаки раздражителя адресуются только к одной слуховой модальности, они далеко не всегда могут быть распределены по определенным физическим шкалам. Это значит, что существуют некоторые механизмы отбора эффективных в отношении определенной поведенческой реакции раздражителей.

ЭФФЕКТИВНОСТЬ АКУСТИЧЕСКИХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ И ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ

Известно, что избирательная реакция животных определяется многими факторами (рис. 84). Среди них определенное значение имеют спектральные и временные параметры видоспецифических биоакустических сигналов, выявляемых при изучении некоторых врожденных форм поведения беспозвоночных и позвоночных животных.

Несомненна роль сенсорного обеспечения реакции — диапазона воспринимаемых раздражителей и пределов возможностей слуха по чувствительности и дифференциальным порогам. Тот факт, что многие животные способны обучаться реагировать на раздражители, которые не вызывали изменений поведения до начала обучения, свидетельствует о немаловажном значении способов и собственных механизмов обучения.

Возможность выявления специфических реакций на раздражитель, равно как и обучение определенным реакциям свидетельствуют о том, что существуют периферические и центральные механизмы отбора сенсорных раздражителей, обеспечивающие специфичность раздражителя относительно определенной реакции или группы реакций. Эти механизмы могут реализовываться

как в пределах самой слуховой системы, так и включать различные сенсорные и моторные системы мозга, имеющие отношение к управлению различными формами деятельности (поведения) животных.

Помимо сенсорных механизмов периферической и центральной обработки и отбора слуховой информации, а также механизмов обучения, существенная роль в установлении эффективности раздражителя относительно поведенческой реакции отводится комплексу факторов, условно определяемых как физиологическое состояние животного: уровень мотивации, степень активации,

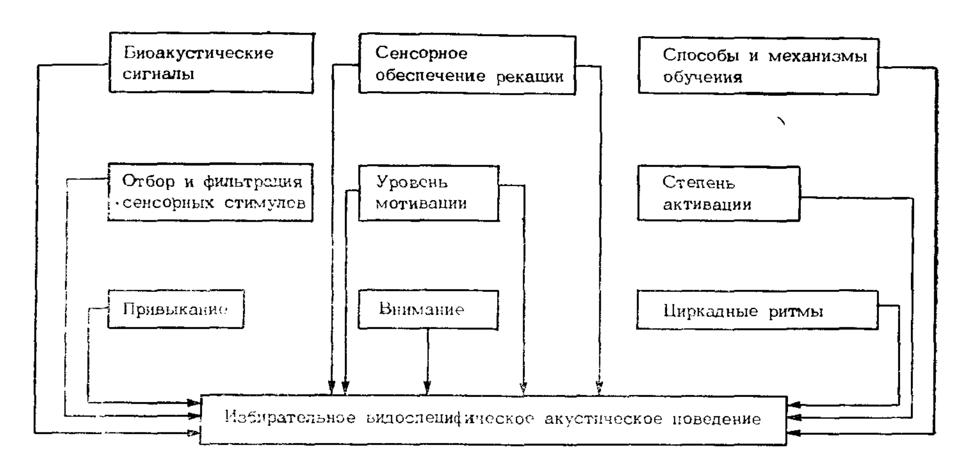


Рис. 84. Факторы, регулирующие избирательное видоспецифическое поведение, обусловленное действием акустических сигналов.

влияние циркадных ритмов и др. Все эти процессы или состояния оказывают сильное влияние на селекцию эффективных раздражителей и могут рассматриваться как мощные источники регулирующих воздействий как на сенсорное, так и на эффекторное звенья, включенные в реализацию акустического поведения.

Пользуясь терминами теории систем управления в технике, оказавшей значительное влияние на развитие биологии, можно сказать, что акустическая коммуникация обеспечивается замкнутой системой с многоуровневой организацией обратных связей. Использование такого определения позволяет наряду с рассмотрением роли и значения отдельных компонентов системы акустической коммуникации (рис. 83) в регуляции специфических форм поведения коснуться мало изученных и во многом дискуссионных вопросов функционального значения центрифугальных эфферентных влияний, реализации сенсомоторного контроля и феноменов внимания.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ БИОАКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ КАК СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОЙ ФОРМЫ РЕГУЛЯЦИИ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ

Огромное множество звуков биологического и небиологического происхождения различаются и по способам генерации, и по физическим параметрам, и по смысловому значению для разных биологических объектов. Современные подходы к изучению биоакустических сигналов различны (Capranica, 1966; Winter et al., 1966; Winter, 1969; Recognition. . ., 1977; Neurobiology. . ., 1979; Жантиев, 1981; Васильев, 1983; Попов, 1985). Это — в первую очередь оценка таких сигналов по сходству и различию спектрографических и временны́х параметров, характерных для тех сигналов, которые соотносятся с различными типами поведения (пищевым, половым, агрессивным и т. д.). Несмотря на огромный объем таких исследований, до настоящего времени, однако, не удалось дать формализованного описания тех сочетаний физических параметров, которые составляют характерные наборы признаков биоакустических сигналов, обусловливающих или сопровождающих специфические формы поведения животных, и позволяют провести сравнительно-физиологические сопоставления. Не удалось также выявить надежные черты сходства одинаковых в смысловом (поведенческом) отношении биоакустических сигналов у разных видов животных. Во многом неплодотворность таких попыток обусловлена анатомо-физиологическими отличиями как вокальных трактов различных животных, так и центральных механизмов управления координированными движениями их звукопродуцирующего аппарата.

Более успешным оказались исследования восприятия животными видоспецифических сигналов, их моделей и различных сложных звуков в естественных (полевых) и лабораторных условиях, изучение процессов обработки таких сигналов в периферических и центральных отделах слуховой системы с учетом их структурно-функциональных особенностей, а также выявление значения интегративных и двигательных структур мозга как в восприятии, так и в реализации моторных программ поведения.

Согласованные биоакустические, нейрофизиологические и поведенческие исследования, направленные на выяснение роли биоакустического сигнала как регулятора и пускового механизма специализированных форм деятельности животных, позволили выявить некоторые информативные признаки, определяющие различные формы поведения и получить данные об их нейрофизиологических механизмах (Roeder, 1964; Гершуни, Вартанян, 1973; Worden, Galambos, 1973).

Тем не менее, несмотря на то что изменение спектральных и временны́х характеристик биоакустического сигнала в конкретных условиях эксперимента имеет решающее значение для его опознания и классификации (Гершуни и др., 1976), вопрос о том, в какой

мере информация, заключенная в сигнале животного, искажается при нарушении временного порядка и рекомбинации отдельных компонентов, остается дискуссионным (Recognition. . ., 1977).

Результаты сравнительных биоакустических исследований показывают, что большинство млекопитающих имеют более сложные системы акустической коммуникации, нежели представители других классов животных. Эта сложность обусловлена прежде всего тем, что высокоорганизованные животные издают сигналы, отдельные компоненты которых не имеют жестких связей, и именно их вариации лежат в основе поведенческого содержания звука (Winter et al., 1966; Ploog, 1981). Последнее несомненно является функцией контекста, который создается окружающими условиями и социальными отношениями в группе.

Биоакустический сигнал является результатом деятельности периферического звукопродуцирующего аппарата животных, а его акустические свойства в значительной мере определяются резонансными свойствами вокального тракта. Координированная деятельность периферических систем генерации звука создается за счет управления со стороны высших отделов мозга. Различия в структурах, их связях, их функциональном значении в организации различных форм поведения и лежат в основе различий эффекторных управляющих сигналов, приводящих в определенных ситуациях к генерации соответствующего обстановке и форме поведения биоакустического сигнала. Можно думать, что эффективность такого сигнала будет проявляться максимально именно в тех условиях, которые привели (или сопровождали) его генерацию. Специфичность сигнала должна быть связана с тем, что в идентичных или близких к таковым условиях он адресуется именно к тем системам, которые были вовлечены в поведенческую реакцию в исходном случае. Именно такой подход к изучению поведения, обусловленного биоакустическими сигналами, может оказаться наиболее перспективным.

ОТБОР СИГНАЛЬНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ И РЕГУЛЯЦИЯ АКУСТИЧЕСКОГО ПОВЕДЕНИЯ ЗА СЧЕТ ВОЗМОЖНОСТЕЙ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ: АФФЕРЕНТАЦИЯ И ЦЕНТРИФУГАЛЬНЫЙ КОНТРОЛЬ

Вряд ли требует специального обоснования положение о том, что отбор акустических раздражителей при организации определенных форм поведения обусловлен пределами возможностей сенсорного оснащения функции. Сравнение аудиограмм животных различных классов показывает, что как чувствительность к колебательным явлениям во внешней среде, так и диапазон частот, которые воспринимаются органом слуха различных представителей животного мира, достаточно ограничены. Эти ограничения, накладываемые эволюционно-экологическими факторами (Вартанян, 1979, 1982), имеют огромное значение для обеспечения

ориентации по акустическому каналу связи в конкретных условиях обитания. Достигая у некоторых животных высочайшей специализации, слуховая система именно за счет жестких ограничений сенсорного оснащения обеспечивает сосуществование симпатрических видов и возможность избегания опасности, исходящей от хищников.

В то же время не вызывает сомнения тот факт, что рецепторы являются не пассивными передатчиками стимуляции, а активно настраивающимися системами. Более того, во многих случаях огромное значение в процессе отбора раздражителей имеет дорецепторный уровень слуховой системы, так называемый вспомогательный аппарат для передачи звука к структурам внутреннего уха. Например, известно, что в процессе прислушивания к звуку отмечается поворот головы и ушной раковины, способствующий оптимальной ориентации источника звука, и одновременно сокращается мышца среднего уха (m. tensor tympani), натягивающая барабанную перепонку. Функциональное значение такого сокращения состоит в усилении поступающих в ухо звуковых колебаний. Другая мышца среднего уха — m. stapedius — не только выполняет функцию защиты от акустических перегрузок, но и является необходимым звеном для улучшения соотношения сигнал/шум и интегральной частью механизма звукоизлучения (Borg, Zakrisson, 1975). Структурно-функциональное совершенствование системы передачи звуковых волн к рецепторному аппарату, возникшее в результате перехода от водного к наземному образу жизни позвоночных, рассматривается как одно из выдающихся эволюционных приспособлений слуховой системы (Colbert, 1955; Tumarkin, 1968).

Естественно, что наиболее совершенной структурно-функциональной организацией дорецепторного аппарата слуховой системы обладают млекопитающие (Møller, 1970). Сложность и многозвеньевая структура регуляторного механизма дорецепторного уровня у млекопитающих дают основание считать, что слухо-двигательная координация активно управляет слуховым входом. Наиболее распространенной точкой зрения на роль мышц среднего уха является представление об их защитной функции при воздействии звуков высокой интенсивности. Однако данные о том, что порог активации стапедиального мускула при включении голоса на 35 дБ ниже, чем при воздействии звуков, проводимых по воздуху от посторонних источников (Djupesland et al., 1973), позволяют связать активацию мышц среднего уха с деятельностью механизмов, управляющих звукоизлучением.

В эксперименте на летучих мышах было показано, что m. stepedius начинает сокращаться раньше, чем появляется звук, и продолжает быть в активном состоянии в течение всего времени звукоизлучения (Henson, 1965; Suga, Jen, 1975). Микрофонные потенциалы при этом уменьшаются, и чувствительность уха находится, таким образом, под центрифугальным контролем системы звукорегенерации, осуществляемым по цепи рефлексов мышц

среднего уха. Значение этого механизма очевидно при оценке необходимости поддержания слуховой чувствительности для приема эхо-сигналов. Аналогом такого приема у неэхолоцирующих животных и человека может служить восприятие посторонних звуков во время генерации собственных биоакустических сигналов или речи. Поскольку низкочастотные раздражители оказывают значительный маскирующий эффект на восприятие всех звуков, то аттенуация низкочастотных компонентов на 20 дБ за счет сокращения m. stapedius редуцирует их маскирующее действие на высокочастотные звуки почти на 50 дБ (Fletcher, 1953). Это значит, что активация m. stapedius во время звукоизлучения контролирует звукопроведение к внутреннему уху таким образом, что маскирующий эффект собственного голоса на одновременно воспринимаемые звуки из других источников уменьшается и разборчивость посторонних звуков за счет этого возрастает.

Таким образом, стапедиальный рефлекс в качестве интегрального звена звукоизлучения выполняет антимаскирующую функцию, необходимость и важность которой очевидна, если учесть, что звукоизлучение не должно блокировать сенсорную функцию слуха для осуществления текущего контроля изменений параметров акустического окружения.

Пути осуществления стапедиального рефлекса как интегрального звена механизма звукоизлучения до настоящего времени не изучены. Можно думать, что структуры, принимающие участие в инициации голоса, имеют выходы на ядро VII черепного нерва. Данные, полученные при анализе соотношений рефлекторной активности мышц среднего уха и электрической активности слуховой системы на разных уровнях (Simmons, 1962; Borg, 1972), позволяют соотнести функциональное значение рефлексов мышц среднего уха с определенными явлениями, важными для реализации поведения в ответ на звуковые сигналы: динамическим диапазоном восприятия, тормозным действием одних частот на другие, феноменом адаптации.

Первые экспериментальные исследования эфферентной иннервации слуховых рецепторов были выполнены более 40 лет тому назад (Rasmussen, 1942, 1946), когда представление о негативном обратном контроле как важнейшем механизме сенсорных информационных процессов (Eccles, 1964) и мощном регуляторе поведения (Pickles, 1976; Worden, 1979) еще не обсуждалось в биологической литературе.

Известны две группы волокон, составляющих оливокохлеарный пучок Расмуссена: перекрещенные и неперекрещенные (Rasmussen, 1946; Igarashi et al., 1972, 1974; Iurato, Bari, 1974). Обе группы волокон берут начало в зоне, соответствующей верхнеоливарному комплексу. На пути к рецепторным клеткам улитки от пучка Расмуссена отходят волокна, следующие к вентральному кохлеарному ядру (Gacek, Rasmussen, 1961). У кошек около 85 % эфферентных окончаний на наружных волосковых клетках принадлежат контралатеральным волокнам, 15 % — ипсилатераль-

ным волокнам оливокохлеарного пучка (Spoendlin, 1970, 1975). Волокна ипсилатерального оливокохлеарного пучка снабжают главным образом область внутренних волосковых клеток. В направлении к верхушке улитки количество эфферентов убывает в сравнении с ее базальными отделами (Ichii, Balogh, 1968). Эфферентное снабжение наружных и внутренних волосковых клеток различно как по месту окончания эфферентных волокон, так и по их количеству. Следует отметить, что даже при полной перерезке обоих оливокохлеарных пучков несколько больших эфферентов, располагающихся на наружных волосковых клетках, остаются интактными; возможно это эфференты ретикулокохлеарного пучка (Brown, Howlett, 1972), описанного у крыс. Значит, оливокохлеарные пучки не исчерпывают все источники центрифугальной иннервации рецепторных клеток, а слуховой афферентный поток модулируется и управляется нисходящими популяциями нейронов, расположенных на стволовом уровне, в том числе и в ретикулярной формации. Если учесть наличие нисходящих волокон к нейронам — источникам оливокохлеарного пучка от ряда структур центральной нервной системы, расположенных как в непосредственной близости от восходящей слуховой системы, так и вне ее — в сенсорных, ассоциативных и моторных зонах мозга (Батуев, Куликов, 1983), то все многообразие регулирующих влияний, принимающих участие в отборе и фильтрации слуховых раздражителей, становится очевидным.

Функциональные эффекты электрического раздражения перекрещенных оливокохлеарных пучков проявляются в снижении амплитуды суммарного потенциала действия слухового нерва (Galambos, 1956) и в увеличении амплитуды микрофонных потенциалов улитки (Fex, 1959, 1973). Снижение амплитуды суммарного потенциала действия эквивалентно уменьшению звукового давления на 20 дБ. Тормозное влияние раздражения оливокохлеарных пучков подтверждено и при изучении активности отдельных волокон слухового нерва (Fex, 1962; Wiederhold, Kiang, 1970). Снижение амплитуды потенциала действия при раздражении неперекрещенного оливокохлеарного пучка оказалось эквивалентным снижению интенсивности звука на 6—7 дБ. Это значит, что активация обоих пучков частично блокирует слуховой вход.

Некоторые авторы рассматривают возможность участия оливокохлеарного пучка в механизмах внимания и привыкания (Kingsley, Barnes, 1973; Klinke, Galley, 1974). Множество данных, полученных в различных экспериментальных условиях, хотя и подтверждают наличие многоуровневого центрифугального контроля сенсорного входа, но не доказывают, что такой контроль осуществляется именно за счет блокировки или отбора на периферии сенсорных раздражителей в условиях исследования внимания или привыкания к раздражителям в интактном организме. Сложность проблемы становится очевидной, если учесть число возможных комбинаций раздражителей, на которые животное или чело-

век могут избирательно направлять внимание и дифференцированно реагировать. По-видимому, можно принять, что сенсорный поток импульсов при включении центрифугальных влияний модулируется таким образом, что улучшается соотношение сигнал/шум (Lindsey, Norman, 1974; Pickles, 1976; Igarashi et al., 1972, 1974; Worden, 1979). В какой мере это экспериментально доказанное положение соотносится с вопросом об участии центрифугального контроля афферентного потока в организации феномена внимания и его роли в организации акустического поведения, в настоящее время неизвестно и требует экспериментальной разработки.

Наиболее принятым подходом к пониманию феномена внимания является рассмотрение его как некоего «переключателя», пропускающего одни сигналы и блокирующего другие (Lindsey, Norman, 1974; Нейрофизиологические. . ., 1979). Очевидно, что такой «переключатель» соотносится с высшими уровнями мозговой системы обработки информации и регулируется конкретными инструкциями или биологическими задачами. Наиболее вероятно, что механизм отбора отделяет существенный для данной конкретной поведенческой ситуации материал от несущественного на основании физических параметров звукового потока. Об этом, в частности, свидетельствуют частотно-зависимые эффекты раздражения оливокохлеарного пучка (Fex, 1962; Klinke, Galley, 1974). Затем срабатывает «переключатель», пропускающий для реализации поведения только существенные в данной экспериментальной ситуации сигналы. Поскольку бо́льшая часть акустической информации поступает в мозг, необходимо допустить, что этот переключатель работает не по принципу «да—нет», а по принципу «больше—меньше». Последнее требует деятельного участия биологической распознающей системы в виде активного синтеза и ожидания результата. Каковы особенности действия биоакустических сигналов на активность волокон оливокохлеарных пучков по сравнению с обычно используемыми тональными или шумовыми стимулами, — вопрос, который до настоящего времени не рассматривался в литературе.

Представление о том, что специализированные нейроны — детекторы акустических признаков — являются необходимым звеном в системе центральной переработки и отбора информации о стимуле и начальным звеном системы декодирования при организации поведения, подтверждено многочисленными исследованиями на различных представителях животного мира (Альтман, 1972, 1983; Гершуни, Вартанян, 1975; Вартанян, 1978, 1979, 1982; Васильев, 1983). В то же время значительное количество работ подтверждает пластичность нейронов в различных состояниях исследуемого животного и при выполнении им биологической задачи. Каким образом взаимодействуют эти механизмы в реальной организации избирательности поведения по отношению к специфическим сигнальным стимулам, в настоящее время неясно.

В связи с проблемами видоспецифического акустического поведения животных необходимо отметить, что слуховой анализ

звуков, окружающих животное в естественных условиях обитания, должен обеспечить биологически целесообразное поведение в среде, акустические свойства которой в целом значительно многообразнее, нежели акустические свойства биоакустических сигналов. С этой точки зрения становятся понятными факты, свидетельствующие о том, что наряду со специализацией нейронов высших отделов наблюдается дублирование на каждом уровне слуховой системы нейронов с широким спектром свойств, возрастание изменчивости реакций на повторную стимуляцию, улучшение помехоустойчивости, взаимодействие и взаимозависимость сенсорных и двигательных механизмов мозга (Recognition. . ., 1977; Альтман, 1978; Вартанян, 1978; Константинов и др., 1981).

Не случайно, по-видимому, что даже соответствие диапазонов излучаемых и слышимых частот животными одного класса весьма приблизительное и является частным случаем более закономерного явления (Sound. . ., 1975). Последнее выражается в том, что диапазон частот восприятия значительно шире, чем частотный диапазон продуцируемых данным животным звуковых сигналов. Даже оптимальные частоты слышимости не всегда соответствуют энергетическим максимумам голоса. И чем выше стоит животное на филогенетической лестнице, тем ярче представляется несоответствие частотных полос слуха и голоса, подтверждением чему служит пример соотношения слуха и голоса человека. Эта дискорреляция имеет, вероятно, большое биологическое значение, поскольку расширяет возможности ориентировки в окружающей среде и соответственно выработку приспособительного поведения. Очевидно, что процессы, направленные на осуществление поведенческого акта, находятся под многосторонним влиянием фильтрующих центрифугальных механизмов мозга, расположенных не только в слуховой системе, но широко распределенных в различных отделах мозга, имеющих отношение к выполнению мотивационных, интегративных и моторных функций. Для обнаружения ночной бабочкой летучей мыши и осуществления реакции избегания необходимо действие ключевого стимула, запускающего известную реакцию по определенному двигательному пути (Roeder, 1966). Для реализации сложных форм поведения млекопитающих в естественных и даже в лабораторных условиях необходимо сочетанное выявление эффективных параметров сигналов с учетом наиболее адекватной реакции на такой раздражитель, значения мотивационных переменных, предшествующего опыта и обучения (Hinde, 1975).

С точки зрения структурной основы осуществления отбора эффективных раздражителей в центральной нервной системе, значение имеют многочисленные связи классической слуховой системы с различными «неслуховыми» образованиями мозга (Альтман, 1978). Так, ассоциативные области коры дают начало центрифугальным путям, идущим к специфическим образованиям слуховой системы. Теменная кора посылает волокна к внутреннему коленчатому телу и задним буграм четверохолмия, последние

получают также иннервацию из сенсомоторной области коры мозга. Зрительная область коры дает эфференты к тем же областям слуховой системы (см. схемы: Батуев, 1981; Батуев, Куликов, 1983). К ряду слуховых структур подходят мозжечковые пути: только от фастигиального ядра мозжечка показаны пути к кохлеарным ядрам, верхнеоливарному комплексу, задним буграм и внутреннему коленчатому телу (Teramoto, Snider, 1966). Раздражение этого ядра эффективно и продолжительно модифицирует активность слуховых структур (Mitra, Snider, 1969). Имеются литературные данные и об афферентных входах из ретикулярной формации и центрального серого вещества (Константинов и др., 1981; Вартанян, Жарская, 1985). Можно предполагать, что эфферентные пути от различных структур мозга к слуховым центрам, входящим в состав классической слуховой системы, имеют целью обеспечить соответствие процессов слухового сенсорного анализа с текущими физиологическими состояниями организма (внимание, мотивация, сон, бодрствование и т. д.) и двигательной деятельностью. Широкое представительство структур, обеспечивающих межсенсорные и сенсомоторное взаимодействие, является источником петель обратной связи, осуществляющих координацию разномодальной информации и формирование адекватного поведения. Последнее обеспечивается непрерывным соотнесением сведений, поступающих из внешнего мира, собственных программ моторных эффектов и наличной информации, сохраненной в памяти и составляющей прошлый опыт. Сенсомоторные системы являются одним из важнейших звеньев в цепи механизмов регуляции специфических форм поведения.

СЕНСОМОТОРНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ АКУСТИЧЕСКОЙ КОММУНИКАЦИИ

Существенная роль сенсомоторных систем регуляции четко прослеживается как минимум в двух процессах: в процессе сенсорного восприятия и в процессе выполнения конкретного моторного акта. В первом случае роль сенсомоторных систем сводится к достижению оптимальной ориентации источника сигнала и воспринимающих рецепторных структур, направленной на лучшее выделение полезного сигнала из шума и локализацию источника звука. В качестве примера можно привести различные аудиомоторные реакции, в частности, описанную выше рефлекторную активность мышц среднего уха. В таких реакциях моторные команды подчинены требованиям сенсорных систем как анализаторов физических параметров среды. Во втором случае, при выполнении определенного моторного акта, сенсорное звено системы акустической коммуникации подчинено поступающим к нему моторным командам, модулирующим и перераспределяющим сенсорную афферентацию. В реальных условиях оба звена сенсомоторной регуляции взаимодействуют и поведение осуществляется на основе межсенсорной и сенсомоторной интеграции.

Рассмотрение проблемы сенсомоторной регуляции системы акустической коммуникации требует соотнесения структур и процессов, которые принимают участие в реализации обусловленного слуховым восприятием и текущим мотивационным состоянием специфического поведения — координированной активности звукопродуцирующего аппарата. В первую очередь речь идет о моторных и мотивационных областях мозга, управляющих генерацией видоспецифических сигналов и оказывающих влияние на слуховой афферентный поток или какие-либо показатели слуховой деятельности. Рассмотрение регуляции центральных моторных систем управления звукоизлучением требует изучения их сенсорных слуховых входов и влияний на них со стороны различных систем мотивации. Хотя вопрос о том, что для выражения в акустической форме (голос) результатов восприятия, внутреннего состояния, а также для реализации голосовой реакции как специфического моторного компонента акустического поведения необходима сочетанная деятельность слуховой и голосовой систем, кажется очевидным, то экспериментальные исследования их взаимосвязи и взаимодействия фрагментарны и разрознены. На схеме (рис. 85) управления специфической вокализацией у обезьян представлены структуры, электрическое раздражение которых вызывало генерализацию звуковых сигналов, характерных для животного и в естественных условиях (Jürgens, 1976; Ploog, 1981). Раздражение зон, включающих переднюю лимбическую кору, вентромедиальную зону внутренней капсулы, наиболее каудальные части центрального серого вещества и прилегающей к нему парабрахиальной области, как правило, не сопровождается аффективно-эмоциональными реакциями животного, а приводит к спокойной звукогенерации. Все остальные зоны, отмеченные на рисунке, при электрическом раздражении также приводят к звукогенерации, но непременно сопровождаются различными эмоционально-аффективными состояниями (страх, ярость, редко удовольствие и т. д.).

Важно отметить, что лимбическая кора у макак резусов инициирует звукогенерацию в условнорефлекторном поведении и, таким образом, рассматривается как зона, включенная в процесс «волевого» использования голоса (Sutton et al., 1974). Моторная кора, имеющая связи с лимбической корой и покрышкой у обезьян, при раздражении вызывает только колебания голосовых связок без звукопродукции (Hast et al., 1974). Обе системы управления звукоизлучением — как кортикальная лимбическая, так и таламическая — замыкаются на уровне среднего мозга — в области центрального серого вещества и покрышки.

Суммируя данные об управляющих звукогенерацией структурах мозга млекопитающих, следует подчеркнуть, что каудальные отделы центрального серого вещества являются наиболее древней в эволюционном отношении структурой, функционально обособленной от высших мотивационных центров. В этой структуре хорошо представлен слуховой вход из среднемозгового уровня клас-

сической слуховой системы (Вартанян, Жарская, 1985). Можно предполагать, что в определенных условиях она объединяет текущее слуховое восприятие и мотивационное состояние с соответствующим моторным сигналом, выражающим деятельность высших центров управления голосом и осуществляемым через более низкие уровни продолговатого мозга — определенные ядра черепных нервов.

Описанные выше уровни центрального управления координированой активностью звукопродуцирующего аппарата оказывают

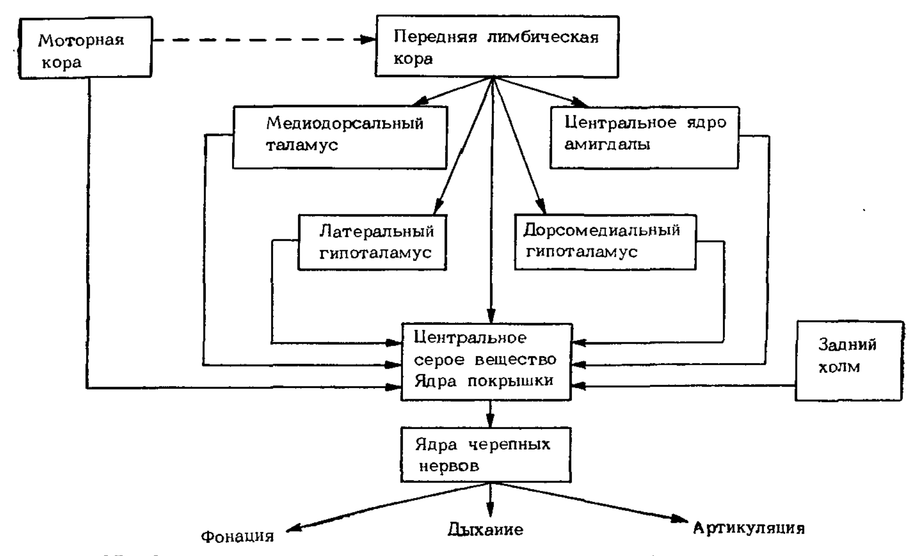


Рис. 85. Система управления голосовыми видоспецифическими сигналами у приматов (по: Ploog, 1981).

функциональное воздействие на определенные центры классического слухового пути (Jürgens, Pratt, 1979; Ploog, 1981). Эти данные были получены в условиях раздражения центрального серого вещества у обезьян и записи активности нейронов задних бугров, таламуса и коры в период звукогенерации и отдельно прослушивания собственных сигналов, записанных на магнитофон. Оказалось, что большинство нейронов таламуса и слуховой коры не отвечают на генерируемый животным звук в процессе и непосредственно некоторое время после его генерации, но дают ответ на собственные звуки, записанные на магнитофон. Меньшая популяция нейронов отвечала как в период звукогенерации, так и на записанные ранее собственные сигналы. Эти данные позволяют считать, что механизмы обработки сигналов в период звукогенерации отличаются в нейронных популяциях среднемозгового уровня и более высоких уровней — таламуса и коры. Клеточные популяции таламуса и коры в отличие от среднемозгового уровня получают полную информацию о деятельности всей нижележащей

в анатомическом отношении слуховокальной системы. Отсутствие ответа в период звукогенерации у большинства нейронов не нарушает афферентного притока из нижележащих отделов на различные внешние звуки, а сохранение в части нейронов ответа на генерируемый в данный момент сигнал является условием сравнения генерируемых животным и поступающих извне звуков для текущей модификации голосового поведения.

Исследование структур мозга, управляющих локомоцией и вокализацией, представляет особый интерес с точки зрения организации единой системы акустической коммуникации и ее специализированной части — управляемого сигнальными звуковыми раздражителями поведения. Именно в пределах подобных структур мозга можно ожидать открытия нейрофизиологических механизмов интеграции первичной акустической обработки биологически значимых раздражителей с организацией эффекторных, управляющих движением программ, соотносящихся с акустическим поведением, обусловленным действием звуковых сигналов.

ЛИТЕРАТУРА

Альтман Я. А. Локализация звука. Л., 1972. 211 с.

Альтман Я. А. О соотношении классических центров слухового пути и некоторых «неспецифических» структур мозга в организации слуховой функции животных. — В кн.: Сенсорные системы. Л., 1978, с. 3—18.

Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л., 1983. 187 с.

Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.

Батуев А. С., Куликов Г. А. Введение в физиологию сенсорных систем. М., 1983, 246 с.

Биоакустика. М., 1975. 256 с.

Вартанян И. А. Слуховой анализ сложных звуков. Л., 1978. 167 с.

Вартанян И. А. Эволюция слуховой системы у позвоночных животных. — В кн.: Эволюционная физиология. Ч. I. Л., 1979, с. 426—472 (Руководство по физиологии).

Вартанян И. А. Основные направления изучения эволюции слуховой системы позвоночных животных — некоторые решенные и нерешенные вопросы. — В кн.: Развитие научного наследия академика Л. А. Орбели. Л., 1982, с. 261—278.

Вартанян И. А., Жарская В. Д. Слуховая афферентация центрального серого вещества среднего мозга (морфофункциональное и электрофизиологическое исследование). — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1985, т. 21, с. 470—477.

Васильев А. Г. Слуховая эхолокационная система летучих мышей. Л., 1983. 203 с.

Гершуни Г. В., Богданов Б. В., Вакарчук О. Ю., Мальцев В. П., Черниговская Т. В. Распознавание человеком разных типов звуковых сигналов, издаваемых обезьянами (*Cebus capucinus*). — Физиол. человека, 1976, т. 2, с. 407—418.

(*Гершуни Г. В., Вартанян И. А.*) *Gershuni G. V., Vartanian I. A.* The dependent features of adequate sound stimuli and functional organization of central auditory neurons. — In: Basic mechanisms in hearing. New York; London, 1973, p. 623—675.

Гершуни Г. В., Вартанян И. А. О некоторых принципах организации функции слуховой системы, вытекающих из исследований реакций нейронов на сложные звуки. — В кн.: Механизмы деятельности головного мозга. Тбилиси, 1975, с. 277—287.

Жантиев Р. Д. Биоакустика насекомых. М., 1981. 256 с.
Константинов А. И., Мовчан Е. В., Жарская В. Д. Эхолокационный процесс у подковоносых летучих мышей после частичного и полного разрушения заднего двухолмия. — Вестн. ЛГУ, 1981, № 15, с. 74—81.
Нейрофизиологические механизмы внимания. М., 1979. 300 с.
Попов А. В. Слух и акустическая коммуникация у насекомых. Л., 1985. 252 с.
Borg E. Acoustic middle ear reflexes as a sensory control system. — Acta otolaryngol. [Stockholm], 1972, Suppl. 304, vol. 1, p. 1—153.
Borg E., Zakrisson J. E. The stapedius muscle and speechperception. — In: Sound reception in mammals. London; New York; San Francisco, 1975, p. 51—68.
Brown J. C., Howlett B. The olivocochlear tract in the rat and its bearing on the homologies of some constituent cell groups of the mammalian superior olivary complex: a theocholine study. — Acta Anat., 1972, vol. 83, p. 505—526.
Capranica R. R. Vocal response of bullfrog to natural and synthetic mating calls. — J. Acoust. Soc. Amer., 1966, vol. 40, p. 1131—1139.
Colbert E. N. Evolution of the vertebrates. New York, 1955. 479 p.
Djupesland G., Flottorp G., Sunby A., Szalay M. A comparison between middle ear muscle reflex thresholds for bone- and air-conducted pure tones. — Acta otolaryngol. [Stockholm], 1973, vol. 75, p. 178—183.
Eccles J. C. Inhibitory controls on the flow of sensory information in the nervous system. — In: Information processing in the nervous system. Vol. III. Amsterdam, 1964, p. 138—216.
Fex J. Augmentation of cochlear microphonic by stimulation of efferent fibers to the cochleca. — Acta otolaryngol., 1959, vol. 50, p. 540—541.
Fex J. Auditory activity in centrifugal and centripetal fibers in cat. A study of a feedback system. — Acta physiol. scand., 1962, vol. 55, suppl. 189, p. 5—68.
Fex J. Neuropharmacology and potentials of the inner ear. — In: Basic mechanisms in hearing. New York; London, 1973, p. 377—420.
Fletcher H. Speech and hearing in communication. New York, 1953, 461 p.
Gacek R. R., Rasmussen G. L. Fiber analysis of the stato-acoustic nerve of guinea pig, cat and monkey. — Anat. Rec., 1961, vol. 139, p. 455—463.
Galambos R. Suppression of auditory nerve activity by stimulation of efferent fibers to cochlea. — J. Neurophysiol., 1956, vol. 19, p. 424—437.
Hast M. H., Fischer J. M., Wetzel A. B., Thompson V. E. Cortical motor representation of the laryngeal muscles in *Macaca Mulatta*. — Brain Res., 1974, vol. 73, p. 229—240.
Henson O. W. The activity and function of the middle ear muscles in echo-locating bats. — J. Physiol. [London], 1965, vol. 180, p. 871—887.
(*Hinde R. A.*). *Хайнд Р.* Поведение животных. М., 1975. 855 с.
Ichii D., Balogh K. Distributions of the efferent nerve endings in the organ of Corty. — Acta otolaryngol., 1968, vol. 66, p. 282—288.
Igarashi M., Alford B. R., Gordon W. P., Nakai Y. Behavioral auditory function after transection of crossed olivocochlear bundle in the cat. II. Conditioned visual performance with intense white noise. — Acta otolaryngol., 1974, vol. 77, p. 311—317.
Igarashi M., Alford B. R., Nakai Y., Gordon W. P. Behavioral auditory function after transection of crossed olivocochlear bundle in the cat. I. Pure tone threshold and perceptual signal-to-noise ratio. — Acta otolaryngol., 1972, vol. 73, p. 455—466.
Iurato S., Bari M. D. Efferent innervation of the cochea. — In: Handbook of sensory physiology. Vol. 5/1. Auditory system. Berlin, 1974, p. 261—282.
Jürgens U. Projections from the cortical larinx area in the squirrel monkey. — Exp. Brain Res., 1976, vol. 25, p. 401—411.
Jürgens U., Pratt R. The cingular vocalization pathway in the squirrel monkey. — Exp. Brain Res., 1979, vol. 34, p. 499—510.
Kingsley R. E., Barnes C. D. Olivo-cochlear inhibition during physostigmine

induced activity in the pontine reticular formation in the decerebrate cat. — Exp. Neurol., 1973, vol. 40, p. 43 -61.
Klinke R., Galley N. Efferent innervation of vestibular and auditory receptor. — Physiol. Res., 1974, vol. 54, p. 316—357.
(*Lindsey P. H., Norman D. A.*) *Линдсей П., Норман Д.* Переработка информации у человека. М., 1974. 550 с.
Mitra J., Snider R. S. Cerebellar modification of unitary discharges in auditory system. — Exp. Neurol., 1969, vol. 23, p. 341—352.
Møller A. R. Middle ear. — In: Foundations of modern auditory theory. Vol. 2. New York; London, 1970, p. 170—201.
Neurobiology of social communication in primates. New York, 1979. 463 p.
Ploog D. Neurobiology of primate audio-vocal behavior. — Brain Res. Rev., 1981, vol. 3, p. 35—61.
Pickles J. O. Role of centrifugal pathways to cochlear nucleus in determination of critical bandwidth. — J. Neurophysiol., 1976, vol. 39, p. 394—400.
Rasmussen G. L. An efferent cochlear bundle. — Anat. Rec., 1942, vol. 82, p. 441.
Rasmussen G. L. The olivary peduncle and other fiber projections of the superior olivary complex. — J. Comp. Neurol., 1946, vol. 84, p. 141—219.
Recognition of complex acoustic signals. Berlin. 1977. 402 p.
Roeder K. D. Aspects of noctuid tympanic nerve response having significance in the avoidance of bats. — J. Insect. Physiol., 1964, vol. 10, p. 529—546.
Roeder K. D. Auditory system of noctuid moths. — Science, 1966, vol. 154, p. 1515—1521.
Simmons E. B. Simultaneous transtympanic and electrophysiological indices of the acoustic reflex activity in the cat. — Acta otolaryngol. [Stockholm], 1962, vol. 55, p. 309—316.
Sound reception in Mammals. London;New York; San Francisco, 1975. 357 p.
Spoendlin H. Structural basis of peripheral frequency analysis. — In: Frequency analysis and periodicity detection in hearing. Leiden, 1970, p. 2—40.
Spoendlin H. Neuroanatomical basis of cochlear coding mechanisms. — Audiology, 1975, vol. 14, p. 383—407.
Suga N., Jen Ph. H. S. Peripheral control of acoustic signals in the auditory system of echolocating bats. — Exp. Biol., 1975, vol. 62, p. 277—311.
Sutton D., Larson C., Lindemann R. C. Neocortical and limbic lesion effects on primate phonation. — Brain Res., 1974, vol. 73, p. 61—75.
Teramoto S., Snider R. S. Modification of auditory responses by cerebellar stimulation. — Exp. Neurol., 1966, vol. 16, p. 191—200.
Tinbergen N. The study of instinct. Oxford, 1951. 262 p. (*Tinbergen N.*) *Тинберген Н.* Поведение животных. М., 1969. 191 с.
Tumarkin A. Evolution in the auditory conducting apparatus in terrestrial vertebrates. — In: Hearing mechanisms in vertebrates. Boston, 1968, p. 18—36.
Winter P. The variability of peep and twit calls in captive squirrel monkeys (*Saimiri Sciureus*). — Folia Primatol., 1969, vol. 10, p. 204—215.
Wiederhold M. L., Kiang N. I. S. Effects of electric stimulation of the crossed olivocochlear bundle in single auditory-nerve fibers in the cat. — J. Acoust. Soc. Amer., 1970, vol. 48, p. 950—965.
Winter P., Ploog D., Latta J. Vocal repertoire of squirrel monkey (*Saimiri Sciureus*), its analysis and significance. — Exp. Brain Res., 1966, vol. 1, p. 359—384.
(*Worden F. G.*) *Уорден Ф. Дж.* Внимание и электрофизиология слуха. — В кн.: Нейрофизиологические механизмы внимания. М., 1979, с. 74—100.
Worden F. G., Galambos R. Auditory processing of biologicaly significant sounds. — In: Neurosci. Res. Symp. Cambridge, 1973, vol. 7, p. 1—119.

Глава 13

ЗРИТЕЛЬНОЕ ОБЩЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

ВВЕДЕНИЕ

Визуальный канал связи организмов с внешней средой формируется на самых ранних этапах филогенеза. Способность к направленным перемещениям в световом градиенте (положительный или отрицательный фототаксис) мы встречаем уже у одноклеточных организмов — жгутиковых и простейших. Однако лишь с появлением дифференцированного глаза, т. е. специализированного органа, воспринимающего сложно структурированные объекты и создающего их зрительные образы, визуальный канал связи со средой становится одним из главных или даже основным проводником поступающей извне информации.

Среди животных с хорошо развитым зрением известны такие, для которых оно служит доминирующей модальностью в сфере приема средовых сигналов дальнего действия. Речь идет о видах с ограниченными возможностями слуха и хеморецепции, к числу которых, в частности, относятся некоторые ящерицы. Однако правилом в животном мире является, вероятно, одновременное поступление средовой информации сразу по нескольким каналам связи, что обеспечивает формирование у особи приемника сложного полимодального образа воспринимаемого объекта. Примерами полимодальных сигналов дальнего действия, сочетающих в себе оптические и акустические стимулы, могут служить саморекламирующие полеты самцов у многих видов птиц (рис. 86). Что касается сигналов ближнего действия, то здесь принцип полимодальности обнаруживается почти неизменно, причем во многих случаях информация к особи-приемнику поступает одновременно по визуальному, акустическому, химическому и тактильному каналам связи. У животных с развитым обонянием зрительный образ биологически значимого объекта ассоциируется с поступающими от него ольфакторными сигналами, которые несут информацию о прошедших событиях, не потерявших еще своего значения для особи-приемника.

Наряду с параллельным использованием разных модальностей при эманации и приеме коммуникативных сигналов возможна также быстрая смена доминирующих модальностей по ходу взаимодействия. Например, у дневных бабочек самцы обнаружи-

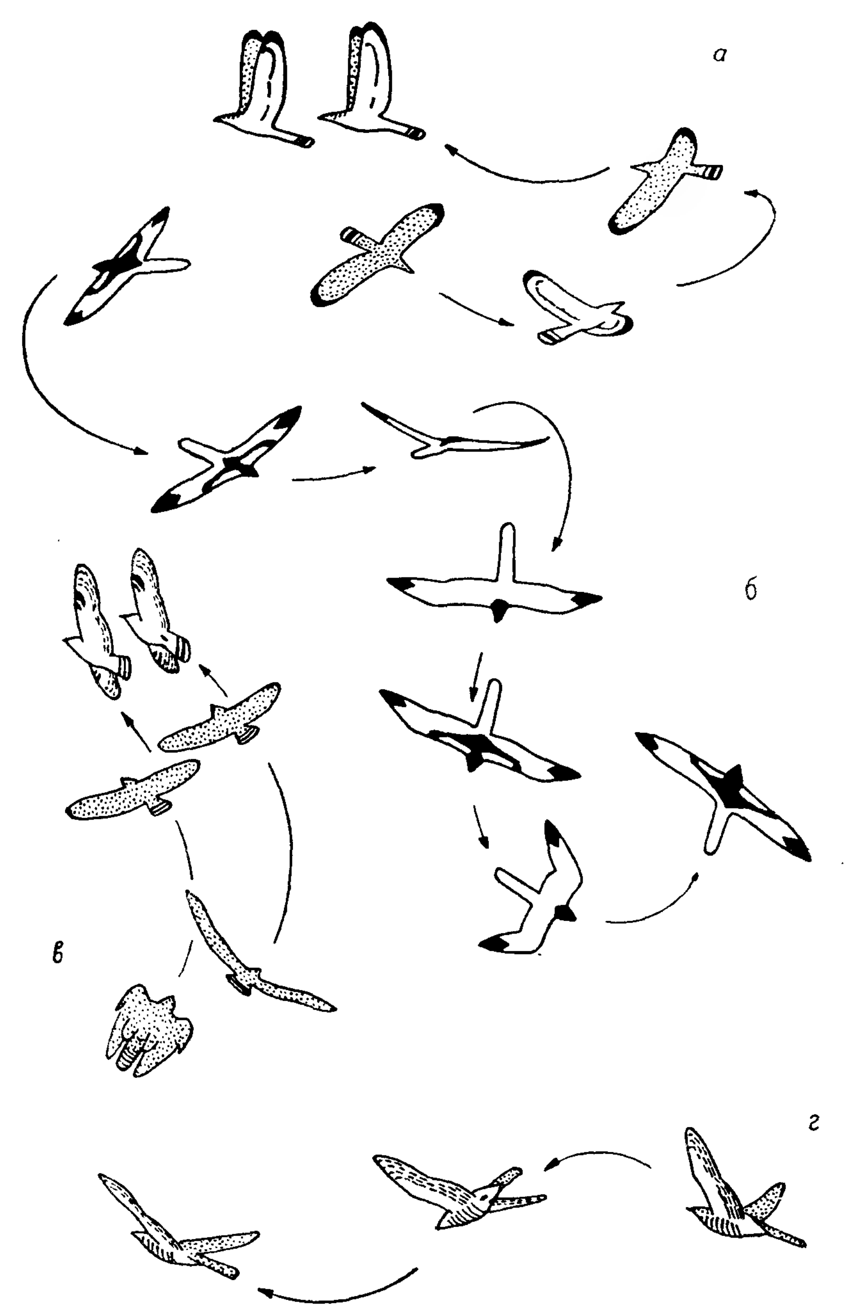


Рис. 86. Демонстративные полеты четырех видов хищных птиц (по: Панов, 1973).

а — хохлатый осоед; *б* — пегий лунь; *в* — сарыч, *г* — малый перепелятник.

вают потенциального полового партнера с помощью зрения. Однако, поскольку фасеточный глаз насекомого может давать четкое изображение объекта лишь при восприятии на небольших расстояниях, начальная реакция самца зачастую бывает ошибочной, так что он нередко устремляется в погоню за особями других видов бабочек. Адекватное опознавание преследуемого насекомого осуществляется только на короткой дистанции, и здесь, наряду с оптическими стимулами, важная роль принадлежит уже и ольфакторным. Наконец, если опознанным объектом оказалась конспецифическая самка, дальнейшее взаимодействие ее с самцом осуществляется с использованием преимущественно химического и тактильного каналов, хотя и зрительные стимулы в это время в какой-то мере сохраняют свое значение (Tinbergen, 1970).

Только что приведенный пример показывает, что визуальный канал связи организма со средой обеспечивает экстренное поступление информации со значительных расстояний (в чем, вероятно, состоит одно из отличий этой модальности от химического канала связи). Следовательно, визуальный сигнал, как и акустический, весьма эффективен в качестве средства дистантной связи. Вместе с тем в отличие от звуковых сигналов зрительные характеризуются отсутствием быстрого затухания. Это значит, что все то время, пока две особи находятся в сфере взаимной видимости, они являются друг для друга постоянными генераторами визуальных сигналов.

Две названные особенности визуального канала передачи и приема сообщений (а именно — экстренность действия и отсутствие быстрой затухаемости) имеют принципиальное значение для понимания фундаментальных свойств зрительного общения. Коль скоро уже само появление конспецифической особи в поле зрения другой оказывается началом коммуникативного акта, а дальнейшее его развитие идет на основе взаимонаблюдений каждой из них за поведением партнера, коммуникация выступает здесь в качестве процесса преимущественно континуального. Понимание этого факта ведет к уходу от традиционной этологической модели, описывающей визуальное общение как диалог, построенный на сигнализации стереотипными позами (так называемыми демонстрациями), каждая из которых обладает своим собственным значением — наподобие содержательных высказываний в языке человека. Другой важный недостаток этого традиционного подхода состоит в том, что дискретные перечни сигналов разных модальностей рассматриваются независимо друг от друга.

Удачной иллюстрацией современных представлений о структуре визуальных связей в сообществах животных служат результаты исследования коммуникации у африканских красных обезьян *Eritrocebus patas* (Rowell, Olson, 1983). Эти авторы выделяют два класса взаимодействий — формализованные (основанные на обмене сигналами типа демонстраций) и неформализованные. К числу последних относится широкая группа явлений, которую можно определить общим термином «визуальный контакт» (Панов, 1978),

а также случаи пребывания особей в тесной близости друг к другу, не сопровождаемые какими-либо специфическими позами. Роуэлл и Олсон (Rowell, Olson, 1983) пришли к выводу, что структура группы зиждется в основном на неформализованных взаимодействиях. Авторы подчеркивают важность постоянного сканирования каждой особью своего социального окружения, т. е. деятельности всех обезьян, находящихся в ее поле зрения. При этом каждый член группы и сам ориентируется на характер и на интенсивность зрительного сканирования пространства окружающими животными. На этой почве происходит постоянно идущее регулирование взаимного пространственного расположения каждого индивида относительно всех прочих. Что касается формализованных взаимодействий, то они отмечены лишь в 13 % всех тех случаев, когда две особи входили в непосредственный контакт друг с другом, причем исход этих контактов оказался наименее предсказуемым. Роуэлл и Олсон подчеркивают, что демонстрации наблюдались в основном в ситуациях напряженности (фрустрации), которые отнюдь не являются определяющими в жизни красных обезьян.

Итак, целостность группы и согласованность действий слагающих ее особей поддерживаются на основе непрерывных взаимонаблюдений. Постоянный зрительный контакт между особями и их взаимная ориентация на весь континуум поведения сочленов по группе было предложено называть «структурой внимания» (Chance, Jolly, 1970). В настоящей работе для данного круга явлений мы в дальнейшем будем использовать термин «зрительное сигнальное поле» (см.: Наумов, 1977; Наумов и др., 1981). Это понятие охватывает как непосредственные зрительные связи между особями, так и визуальные стимулы, поступающие от следов прошлой деятельности животных и от особо значимых для них точек в уже освоенной ими местности — так называемых «центров социальной активности» (Панов, 1978). Примерами последних могут служить закрепленные в ходе предыдущих взаимодействий места антагонистических контактов соседей на общей границе их территорий, традиционные пункты сбора особей разных полов для копуляции и т. д.

Выделение видоспецифических зрительных сигналов из общего сенсорного фона ставит животное перед целым рядом проблем. Наряду с явлениями дифференциации стимулов здесь неизбежно имеют место и процессы генерализации. Последние в ряде случаев приводят к стиранию резких граней между внутривидовой и межвидовой коммуникациями. Примером может служить межвидовая территориальность, которая в смешанных популяциях близких видов функционирует наряду с территориальностью внутривидовой. Резкое снижение избирательности к оптическим релизерам [1]

---

[1] В этологической теории инстинкта релизеры — стимулы, автоматически вызывающие определенный тип врожденных реакций у особи-приемника. Как выясняется (Rowland, 1982; Hailman, 1983), степень такого автоматизма оказалась сильно преувеличенной в работах ранних этологов.

возникает в периоды половой депривации (например, у самцов перелетных птиц, занимающих будущие гнездовые участки задолго до прилета самок). В такого рода ситуациях у животных возникает устойчивое стремление к половым контактам с особями других видов и даже с неодушевленными предметами.

Все эти и многие другие факты заставляют признать плодотворность идеи, согласно которой внутривидовая коммуникация вообще и зрительная в частности рассматриваются в качестве одной из сторон единого процесса ориентации животного в пространстве, воспринимаемом как высоко гетерогенный мир стимулов.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПРОЦЕССОВ ЗРИТЕЛЬНОГО ОБЩЕНИЯ

Оптические сигналы могут быть подразделены на две категории: дистантные и действующие на коротких расстояниях. Простейшие физические соображения подсказывают, что первые обычно менее структурированы в своих деталях, чем вторые. Если на больших расстояниях сигнализация обеспечивается прежде всего силуэтом и характером локомоции особей-коммуникантов, то на короткой дистанции количество дифференциальных признаков резко увеличивается, поскольку в их число входят уже особенности окраски и тонкие детали двигательных реакций — такие, например, как движения глазного яблока у птиц (рис. 87) или мимика у млекопитающих.

Дистантные сигналы и сигналы ближнего действия обслуживают разные временны́е этапы тех событий, которые можно рассматривать в качестве коммуникативных актов. Они организованы таким образом, что первая фаза дальнего визуального контакта сменяется фазой тесных взаимодействий на коротких расстояниях — вплоть до прямого тактильного контакта. Примером может служить взаимодействие самца и самки в период размножения. Здесь выделяются этапы: 1) обнаружения полового партнера, 2) сближения, за которым следует процесс формирования интегрированной группировки из двух особей, и 3) копуляции. Функция дистантных визуальных сигналов состоит в данном случае прежде всего в обнаружении половыми партнерами друг друга, после чего эти сигналы в той или иной мере уступают место сигналам ближнего действия.

Однако роль дистантных визуальных сигналов ни в коей мере не ограничивается вышеназванной функцией. У видов, ориентирующихся в пространстве преимущественно с помощью зрения, дистантные сигналы оказываются главными, формирующими оптическое сигнальное поле, и в силу этого им принадлежит ведущая роль в становлении и поддержании пространственной структуры популяции. Дело в том, что у многих видов животных одним из важных условий «психологического комфорта» индивида является присутствие в сфере его восприятия других особей своего вида. Это одна из важных причин неслучайного, «пятнистого»

распределения особей даже в относительно гомогенной среде. Такая тенденция к образованию агрегаций обычно находится в равновесии с другой, прямо ей противоположной, в основе которой лежит стремление индивида к сохранению относительной самоизоляции даже в пределах достаточно компактной группировки. В этом смысле дальняя визуальная связь между членами данной микропопуляции (или дема) служит постоянным регулятором пространственного взаиморасположения особей (а также их семей и других интегрированных ячеек) относительно друг друга. Конкретными средствами регулирования пространствен-

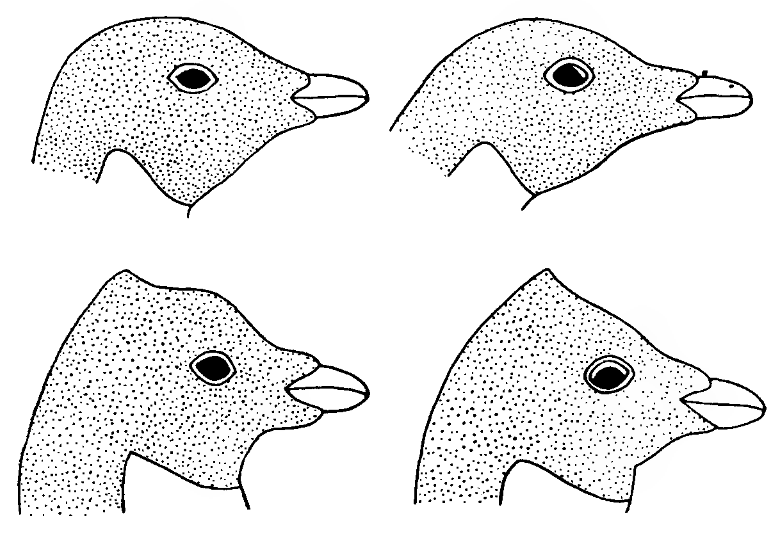


Рис. 87. Изменение контура головы и положения глаз у пингвина Адели при внутривидовых взаимодействиях (по: Ainley, 1975).

ных отношений могут служить как недифференцированные визуальные сигналы, обеспечивающие поддержание индивидуальных дистанций (например, между особями в перемещающейся стае), так и более специализированные средства сигнализации, которые относятся к категории территориального поведения.

Таким образом, все многообразие способов визуального общения в популяции животных данного вида в самой общей схеме можно подразделить на три основные класса.

1. Дальняя визуальная связь, в которую перманентно вовлечены многие члены данного дема. Она осуществляется в основном на базе неспециализированных сигналов, порождаемых самим фактом присутствия особей в поле зрения друг друга (иногда такие сигналы называют «тоническими» — см.: Tavolga, 1974). При более тесных эпизодических контактах между особями (которые большую часть времени поддерживают свою пространственную разобщенность) в силу могут вступать более дифференцированные сигналы, именуемые «агрессивными», «агонистическими»,

«угрожающими» или «территориальными». Все они в действительности в той или иной мере используются и в двух других сферах визуального общения, относящихся к нижеследующим рубрикам.

2. Дальняя визуальная связь, обеспечивающая обнаружение полового партнера. Характер сигнализации в принципе тот же, что и во взаимодействиях предыдущего типа. Однако сами события обычно достаточно кратковременны и быстро перерастают во взаимоотношения, рассмотренные ниже под рубрикой 3. Важно отметить, что начальные этапы тесного взаимодействия половых партнеров часто обслуживаются сигналами типа агрессивных и территориальных.

3. Ближняя визуальная связь между членами высоко интегрированных ячеек — таких, например, как семейная группа. Существует весьма широкий спектр такого рода интегрированных коллективов. На одном его полюсе располагаются ячейки, в основе которых лежит скоординированная совместная деятельность их членов (например, деятельность самца и самки, направленная на воспроизведение потомства); на другом полюсе — группировки, важной чертой которых является скрытый антагонизм между их членами (сборища самцов, поджидающих рецептивных самок, — так называемые тока). Соответственно различна и функция визуальных сигналов, обслуживающих ближнюю связь в ячейках того или иного типа.

В следующем разделе мы рассмотрим особенности визуальной сигнализации и ее использования в разных контекстах у некоторых представителей тех четырех типов животного царства, в которых имеет место феномен развитого зрения. Это кольчатые черви, моллюски, членистоногие и хордовые.

ЗРИТЕЛЬНОЕ ОБЩЕНИЕ В ФИЛОГЕНЕЗЕ

Чтобы обеспечить все те коммуникативные функции, о которых мы только что говорили, от органов зрения требуется не только способность давать адекватные изображения объектов, позволяющие надежно отличать разные их классы друг от друга, но и возможность дифференцированного *дистантного* восприятия жизненно важных стимулов. В эволюции эти две задачи решались последовательно. Первым шагом было формирование рисующего изображение глаза из примитивных светочувствительных образований, отличающих свет от темноты и позволяющих ориентироваться в световом градиенте. Превращение зрения в инструмент экстренной дистантной связи организма со средой потребовало гораздо большего времени, так что среди беспозвоночных лишь сравнительно немногие группы оказались обладателями этого инструмента, столь широко представленного у позвоночных.

Можно думать, что первоначально развитие дистантного зрения диктовалось потребностями межвидовых отношений. Именно поэтому на самых ранних этапах филогенеза наиболее совершен-

ные глаза мы обнаруживаем у хищников, вынужденных активно разыскивать свои жертвы. Не исключено поэтому, что использование зрения в качестве средства внутривидовой коммуникации у низших беспозвоночных оказалось вторичным по отношению к охотничьей и защитной функциям. Как мы увидим ниже, во многих случаях оно играет, по-видимому, лишь вспомогательную роль наряду с другими, главными модальностями (химической и тактильной), обслуживающими основные потребности внутривидовой коммуникации у низших беспозвоночных — в первую очередь встречу партнеров для полового размножения.

Достаточно сложно устроенный глаз с хрусталиком встречается уже у некоторых представителей кишечнополостных (гидромедузы), однако мало вероятно, чтобы этот орган выполнял какую-либо иную роль, кроме повседневной ориентации в пространстве и обнаружения близкой опасности. Среди кольчатых червей развитые головные глаза имеются у многих пелагических полихет (сем. *Aphroditidae*, *Alciopidae*, *Syllidae*) и у представителей одного семейства олигохет (*Naididae*). У ряда полихет глаз снабжен хрусталиком и даже способен к аккомодации. У некоторых видов имеют место сложные глаза, отчасти подобные фасеточным глазам членистоногих. По словам В. Н. Беклемишева (1964), парные головные глаза полихет — это зрительный аппарат хищника. Вместе с тем он, вероятно, играет роль и в обеспечении встречи половых партнеров. В преддверии периода размножения бесполый бентосный червь отпочковывает на своем заднем конце цепочку половых особей, у каждой из которых головной конец с парой крупных глаз формируется еще до ее отделения от такой «линейной колонии». Отделяющиеся особи всплывают на поверхность моря, где акту спаривания предшествуют своеобразные брачные танцы самцов вокруг самок. Можно предполагать, что яркая видоспецифическая окраска самцов может в какой-то степени выполнять функции видового опознавательного признака и полового релизера.

Следует, однако, заметить, что яркая окраска животных и присутствие у них всевозможных структурных «украшений» совершенно не обязательно свидетельствуют о сигнальном значении этих признаков во внутривидовой коммуникации. В частности, среди моллюсков поразительное разнообразие форм и красок наблюдается как у видов с достаточно развитым зрением, так и у тех, которые практически лишены его. Своеобразные брачные игры, предшествующие копуляции у брюхоногих моллюсков (например, виноградной улитки *Helix pomatia*), визуально структурированы с точки зрения наблюдателя, хотя сами участники этого взаимодействия получают взаимную стимуляцию через химический и тактильный каналы связи. Находят друг друга партнеры тоже в основном без участия зрения (Lind, 1976), поскольку сильная «близорукость» улиток позволяет им различать очертание предметов всего лишь на расстоянии порядка 1 см. Даже бегство от специализированных хищников (таких, как моллюскоядный

моллюск *Conus*) стимулируется у брюхоногих в основном химическими стимулами (Berg, 1974).

Некоторые брюхоногие моллюски в период размножения образуют тесные агрегации. У аплизии (*Aplysia californica*), которая подобно виноградной улитке является гермафродитом, нередко можно наблюдать цепочки, включающие в себя до десятка и более копулирующих особей, большинство которых одновременно вы-

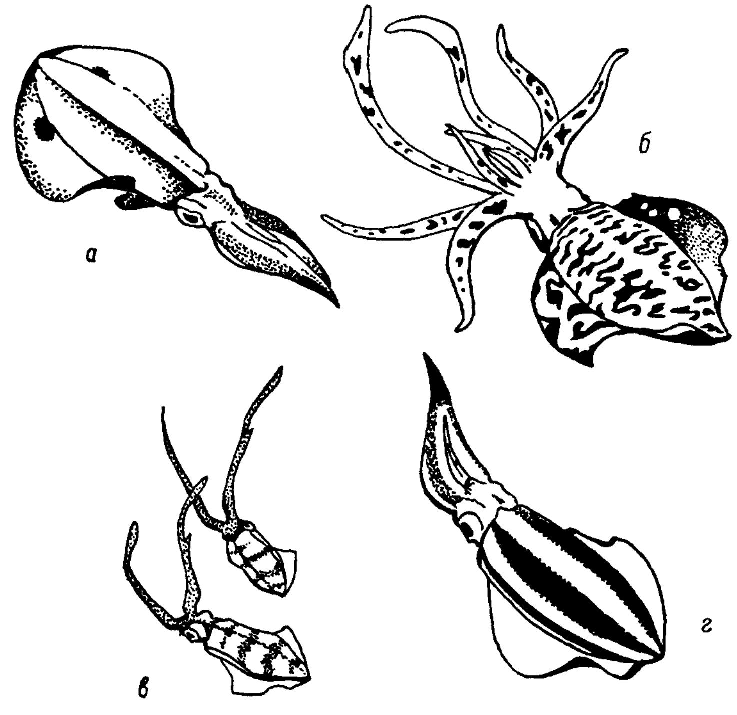


Рис. 88. Изменение окраски и положения щупалец у взрослых (*а*, *б*, *г*) и молодых (*в*) кальмаров *Sepioteuthis sepioidea* (из: Moynihan, 1975).

ступает и в роли самца, и в роли самки (Kandel, 1980). Показано, что формирование агрегаций у этих животных обязано не зрительным контактам, а действию химических сигналов феромонной природы, которые выделяются особыми железами ползательной подошвы (Chase, Bouhanger, 1978).

В отличие от растительноядных моллюсков с их слабым зрением хищные формы обладают гораздо более совершенным зрительным аппаратом (Беклемишев, 1964). Среди них головоногие дают удивительный пример конвергенции в строении глаз с позвоночными. О высоких возможностях зрения осьминогов свидетельствует их способность к различению шаблонов разной формы и ориентации — например, круга и треугольника или вертикального и горизонтального прямоугольников (Hinde, 1975). Эти и ряд

других фактов свидетельствуют о реальности внутривидовой визуальной коммуникации у головоногих моллюсков. По мнению Мойнайна (Moynihan, 1975), в их поведении можно выделить стереотипные демонстрации, подобные таковым у позвоночных (рис. 88). Поскольку внутрипопуляционные взаимоотношения у головоногих в природе изучались лишь на весьма немногих видах (см., например: Moynihan, Rodaniche, 1982), вопрос о функциях таких сигналов пока что остается открытым. Большинство из них используется при конфликтах с себе подобными и в качестве защиты против хищников. Изменения окраски наблюдаются также в половых взаимодействиях. Однако, коль скоро это имеет место как у дневных форм, так и у видов с ночной активностью (в последнем случае лишь непосредственно в момент копуляции — Moynihan, 1983), ее роль в качестве релизера может быть в данном случае поставлена под сомнение. Интересно, что у осьминогов с их внутренним оплодотворением половой акт часто происходит без сближения самца и самки вплотную: самец при помощи специального щупальца (гектокотиля) помещает сперматофор в мантийную полость самки. У других видов осьминогов гектокотиль отрывается от тела самца и разыскивает самку самостоятельно — вероятно, на основе явления, подобного хемотаксису (см.: Давиташвили, 1961).

У членистоногих среди представителей хелицеровых предметное зрение, играющее существенную роль во внутривидовой коммуникации, развито у некоторых паукообразных (объединяющих, среди прочих, скорпионов, пауков и клещей).

Подавляющее большинство паукообразных обладает несовершенным зрительным аппаратом, который в лучшем случае улавливает движение крупных объектов, выделяющихся темным пятном на общем окружающем фоне (сигналы опасности). Скорпионы, например, узнают себе подобных лишь на расстоянии 2—3 см. При таких условиях рассредоточение особей (территориальность в широком смысле слова) не может регулироваться средствами дистантного зрения, а поиски полового партнера обеспечиваются в основном за счет обоняния. При встрече половых партнеров лицом к лицу дальнейшее развитие их отношений, приводящее к передаче сперматофора от самца к самке или к копуляции, регулируется главным образом за счет длительного обмена тактильными и химическими сигналами (см., например: Alexander, 1962).

Вместе с тем у некоторых хищных пауков, не строящих тенет, имеет место сравнительно хорошо развитое зрение. Например, пауки-крабы (сем. *Thomisidae*) замечают добычу на расстоянии до 20 см. Пара длиннофокусных «главных» глаз у пауков-скакунов сем. *Salticidae* снабжены крупными хрусталиками и глазодвигательными мышцами, что позволяет хищнику следить за перемещениями жертвы, не меняя положения собственного тела. В этой обширной группе (около 3 тыс. видов) зрение играет важную роль и в обеспечении встречи половых партнеров: если самцу

замазать глаза, он теряет способность опознавать самок своего вида (чего не происходит при той же операции с самцами тенетных пауков, разыскивающих самок в основном при помощи обоняния — см.: Ланге, 1969; Догель, 1975).

Большинство пауков ведет одиночный образ жизни (хотя существуют и «социальные» виды — см.: Burgess, 1976; Беэр, 1983). Стремление к самоизоляции проявляют особи обоих полов. «Персональное пространство» у самцов паука-волка *Schizosoca crassipes*

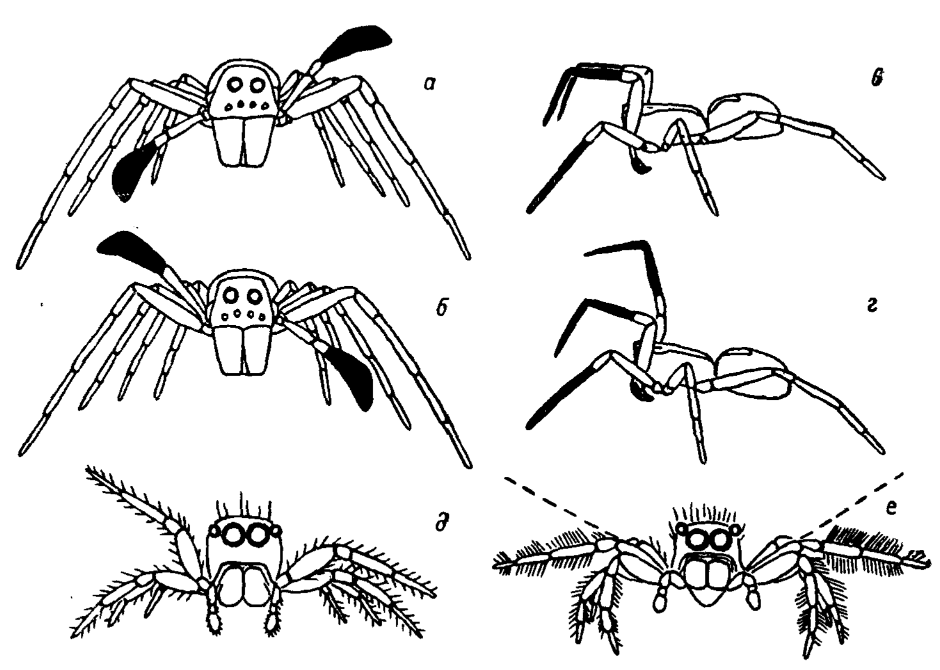


Рис. 89. Брачные (*а*, *б*, *д*) и угрожающие (*в*, *г*, *е*) демонстрации 2 европейских видов пауков семейства *Lycosidae* (*а—г*) и 2 южноамериканских видов семейства *Salticidae* (*д*, *е*) (из: Bristowe, Locket, 1926; Crane, 1949).

составляет 90 см^2 (т. е. круг с радиусом 5.35 см); при встрече двух самцов на дистанции 3—5 см они вступают в агонистические взаимодействия (Asprey, 1977). В такие моменты у них, как и у многих других видов, имеет место сигнализация движущимися конечностями (рис. 89). Она наблюдается, например, при столкновениях самцов, которые в период размножения собираются по нескольку на тенетах одной самки (Rovner, 1968). В первый момент встречи половых партнеров, когда самка проявляет открытую агрессивность к приближающемуся самцу, дифференцированные движения его брачного танца выступают, вероятно, в качестве стимулов, затормаживающих антагонизм самки. Наиболее известны брачные танцы у бродячих пауков-волков (сем. *Lycosidae*) и, особенно, пауков-скакунов (сем. *Salticidae*), но они описаны

также у подстерегающих добычу пауков-крабов (Dondale, 1967) и у некоторых тенетных пауков, у которых самцы, в отличие от самок, не строят ловчих сетей (Rovner, 1968).

Многие пауки обладают яркой окраской, и еще Дарвин (Darwin, 1871) обратил внимание на явление полового дихроматизма у ряда видов. Не исключено, что детали окраски могут служить в этой группе действенным визуальным сигналом (например, при подготовке к спариванию), поскольку у пауков возможно существование цветного зрения (Ланге, 1969).

Среди ракообразных (у жабродышащих) представители ряда групп обладают сравнительно высокоразвитым зрением, что открывает возможности для широкого использования визуального канала связи со средой и, в частности, для осуществления всех тех основных функций внутривидовой коммуникации, о которых говорилось ранее. Таковы функции рассредоточения особей в пределах более или менее компактных поселений, а также обнаружения и встречи половых партнеров и синхронизации их поведения на последующих стадиях подготовки к копуляции. Представители раков-богомолов (*Stomatopoda*) и десятиногих (*Decapoda*) в последние десятилетия становятся излюбленными моделями для изучения ранних филогенетических этапов становления и развития систем визуального общения (Altevogt, 1972; Dingle, 1972; Hazlett, 1972; Hazlett, Estabrook, 1974; Molenock, 1975).

Парные фасеточные глаза у многих высших ракообразных сидят на подвижных стебельках, что обеспечивает их высокую мобильность (Fay, 1973). В зрительных трактах имеется большое число сенсорных входов от статоцистов и механорецепторов (Prosser, 1977). Водные хищные формы (например, *Stomatopoda*) могут опознавать объекты, сопоставимые с ними по размерам, на расстоянии не менее 5—13 см и на такой дистанции вступают в агонистические взаимодействия с себе подобными и с особями близких видов (Hazlett, 1972). Полусухопутные и сухопутные формы, относящиеся, в частности, к трибам *Paguridea* (некоторые раки-отшельники, пальмовый вор *Birgus latro*) и *Brachygmata* (сем. *Ocypodidae* и *Graspidae*), способны к обнаружению крупных движущихся объектов с расстояния порядка 5—10 м. Многие такие виды образуют компактные поселения в приливно-отливной зоне, в пределах которых обладатели соседних нор находятся во взаимном визуальном контакте, но поддерживают известную степень рассредоточения и самоизоляции. Например, у краба-привидения *Ocypode ceratophtalmus* самец не позволяет другим особям своего вида и пола рыть жилую нору ближе чем в 70 см от своей собственной норы (Lighter, 1978). Такого рода элементы территориальности обнаружены и у ряда водных десятиногих из отделов *Astacura* и *Anomura*. Например, при содержании нескольких раков-отшельников *Petrochirus diogenes* в одном аквариуме наиболее сильный из них систематически уничтожает всех своих соседей (Hazlett, 1972). Поскольку раки-отшельники перемещаются вместе со своим убежищем (раковина моллюска), здесь мы имеем дело

с явлением типа «подвижных территорий» (см.: Панов, 1983г). У крабов рода *Petrolisthes* (*Anomura*, триба *Galateidea*, сем. *Porcellaniidae*) описана временная территориальность самцов, приуроченная к периоду размножения: самец охраняет участок радиусом в несколько сантиметров вокруг самки или гарема из нескольких самок, не подпуская сюда других самцов своего вида (Molenock, 1975).

Визуальная сигнализация, относимая к категории агрессивного, агонистического и территориального поведения, осуществляется у ракообразных разнообразными движениями ногочелюстей, хватательных ног, снабженных клешнями или подклешнями, и ходильных ног. Эти органы имеют нередко яркую или контрастную окраску. У манящих крабов резко выражен половой димор-

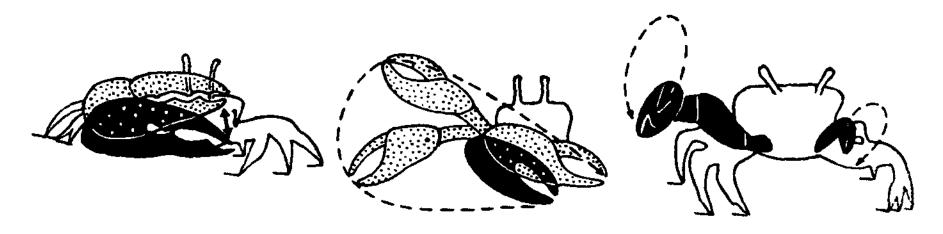


Рис. 90. Стереотипы размахивания клешней у 3 видов манящих крабов рода *Uca* (из: Heymer, 1977).

физм в строении клешней: у самки обе клешни одинаково небольшой величины, а у самцов одна клешня по размерам соответствует таковой самок и используется во время кормления, тогда как вторая сильно увеличена и служит орудием нападения и защиты, равно как и инструментом дистантной сигнализации (визуальной и акустической). Наряду с функцией внутривидовой сигнализации демонстрирование ярко окрашенных клешней у некоторых видов несет также апосематическую функцию сигнала, отпугивающего хищников (Cott, 1950).

Существенно то, что одни и те же (или очень похожие) движения конечностей, используемые на расстоянии в качестве визуальных сигналов, при тесном сближении осуществляют тактильную сигнализацию либо служат средством приложения физического усилия — толчка, удара, схватывания и отбрасывания противника. В качестве дистантного визуального сигнала размахивание клешней у манящих крабов из сем. *Ocypodidae* (*Dotilla*, *Uca*, *Heloecious*, *Hemiplax*) и *Graspidae* служит одновременно элементом территориального (агонистического) поведения и обеспечивает привлечение самки демонстрирующим самцом. Показано, что самец по-разному ведет себя в отношении моделей, обладающих и не обладающих увеличенной клешней (Salmon, Stout, 1962). В момент приближения самки к демонстрирующему самцу интенсивность его сигнализации клешней резко увеличивается. У разных видов манящих крабов характер этой сигнализации неодина-

ков: клешня может совершать движения в горизонтальной или в вертикальной плоскости, выставляться вбок, вперед или вверх, далее оставаясь неподвижной и т. д. (Altevogt, 1972) (рис. 90). Внутри плотного поселения манящих крабов демонстрации каждого данного самца стимулируют аналогичную активность у его соседей.

Наряду с такого рода двигательными территориальными сигналами зрительное сигнальное поле может формироваться и совершенно иными средствами. У краба *Ocypode saratan* каждый самец сооружает около своей норы холмик из песка. Появление этого визуального сигнала стимулирует такую же «строительную» деятельность у живущих по соседству конспецифических самцов. Песчаные пирамидки служат также ориентиром для самки при поисках ею самца (Linsemair, 1967).

У ракообразных зрительная сигнализация может способствовать также синхронизации полового поведения самца и самки. Копуляции зачастую предшествует длительное совместное пребывание половых партнеров, во время которого самка готовится к линьке, поскольку у многих видов ракообразных нормой является спаривание самца с только что перелинявшей самкой, покровы которой в этот момент еще не затвердели. В период совместного пребывания самец или удерживает самку клешнями в так называемом положении рукопожатия (Бирштейн, 1968), или охраняет ее от других самцов на временной территории (см. выше). В последнем случае взаимоотношения самца и самки регулируются за счет совместного действия тактильных (взаимные касания хватательными и ходильными ногами, пребывание в прямом телесном контакте), химических (похлопывание партнера антеннами) и визуальных сигналов. Например, у водных крабов *Petrolisthes* в качестве одного из визуальных сигналов со стороны самца выступает вибрация ногочелюстей, окрашенных у одних видов в красный, а у других — в синий цвет.[1] При этом клешни самца, украшенные яркими пятнами тех же цветов, занимают такое положение, при котором они не заслоняют собой его вибрирующие ногочелюсти. Вероятно, важным визуальным сигналом со стороны самки служат характерные движения почесывания с помощью особым образом видоизмененной пары ходильных ног. Эти движения связаны с подготовкой самки к линьке (Molenock, 1975). Интересно, что феромоны мочи самки стимулируют моторику поведения ухаживания у самца даже при отсутствии его зрительных контактов с самкой (Gleeson, 1980).

Помимо сигнализации, обслуживающей территориальное и половое поведение, у некоторых ракообразных обнаружено явление взаимной визуальной стимуляции особей в сфере питания (social facilitation — см.: Hazlett, 1972).

Среди трахейнодышащих представители многоножек характеризуются весьма несовершенным зрением, а внутривидовая ком-

[1] Мнения о возможности различения цвета крабами противоречивы (см.: Altevogt, 1957; Molenock, 1975).

муникация у них базируется в основном на сигналах химической природы. Что касается насекомых, то здесь для целого ряда групп зрение является чрезвычайно важным или даже ведущим инструментом ориентации в пространстве. Таковы, в частности, виды-антофаги (пчелы, шмели) и хищные насекомые, активно разыскивающие своих жертв. Среди облигатных хищников, широко использующих зрение при общении с себе подобными, прежде всего следует назвать стрекоз. Многие виды этого отряда проявляют ярко выраженное территориальное поведение (Pajunen, 1966; Campanella, 1975; Heymer, 1977). В отличие от ранее рассмотренных беспозвоночных территориальность у некоторых стрекоз во многом приближается к таковой у позвоночных животных, ибо здесь охраняется не убежище (как, скажем, у манящих крабов), а значительный участок пространства, предоставляющий его хозяину одновременно кормовую базу и гарантию невмешательства со стороны взаимодействия с половым партнером. У крупной африканской стрекозы *Platycypha caligata* хозяин территории при конфликтах с нарушителями границы демонстрирует на лету красные внутренние стороны поднятых и вибрирующих лапок, а при появлении самки — их белые наружные поверхности. После копуляции он не допускает других самцов в пределы своей территории, где оплодотворенная им самка готовится к яйцекладке (Robertson, 1982). У этого и ряда других видов стрекоз описаны особые демонстративные полеты самца, направленные на привлечение самки к месту яйцекладки (Heymer, 1977). Показано, что у стрекоз, как и у позвоночных, территориальное поведение может служить эффективным регулятором плотности популяции (Kaiser, 1975). Сходные формы территориального поведения самцов существуют и у некоторых перепончатокрылых (Alcock, 1979).

У насекомых, лишенных дистантной акустической сигнализации, встреча половых партнеров не всегда обеспечивается с помощью зрения. Например, у блох самец и самка не реагируют друг на друга на расстоянии, так что обмен тактильными (и, вероятно, химическими сигналами) начинается только после того, как особи обнаружили присутствие друг друга в момент соприкосновения их антенн (Humpries, 1967). У многих двукрылых опознавание вида и пола происходит методом проб и ошибок путем многократных садок самца как на самок, так и на самцов (Thomas, 1950). В противоположность этому, во многих группах (например, у жесткокрылых — Michelsen, 1966) имеет место дистантное обнаружение полового партнера с помощью зрения. У светляков сем. *Lampyridae* это возможно даже в полной темноте — за счет обмена видоспецифическими световыми сигналами между готовыми к размножению самцом и самкой. У стрекоз *Leucorrhinia* самец с расстояния нескольких метров устремляется к самкам как своего, так и близких видов, но лишь на короткой дистанции опознает конспецифическую самку, руководствуясь формой ее брюшка (Pajunen, 1964). Эксперименты с моделями показывают, что в опознавании самцом самки играют роль и ее

окрасочные признаки (Robertson, 1982). Сходная картина ступенчатости процесса обнаружения-опознавания описана у чешуекрылых и перепончатокрылых, причем генерализованные дистантные зрительные сигналы (рис. 91) не обеспечивают адекватного опознавания, так что ошибка часто обнаруживается лишь при тактильном контакте, во время попытки садки (Raw, 1976). В этот момент в действие вступают, помимо тактильных, также сигналы химической природы. У некоторых бабочек в момент сближения самца с самкой он опознает ее принадлежность к своему виду не только на основе химических сигналов, но и ориентируясь на характер окраски ее крыльев (Hidaka, Yamashita, 1976).

Взаимоотношения половых партнеров в период между их первой встречей и копуляцией наилучшим образом изучены, вероятно, у плодовых мушек *Drosophila*. После сближения мух на

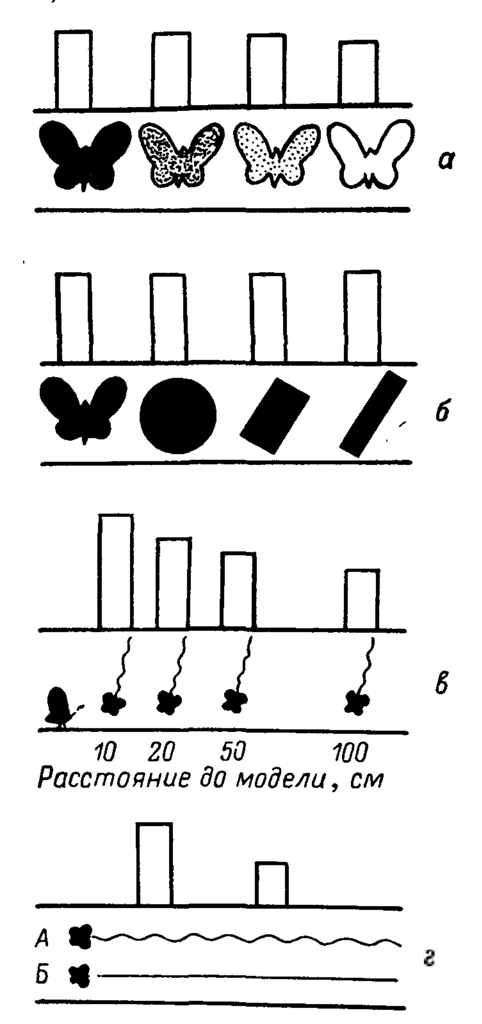


Рис. 91. Интенсивность реакции самцов бабочки *Satyrus semele* на модели разного цвета (*а*), разной формы (*б*), предъявляемые с разного расстояния (*в*) и движущиеся по волнистой или по прямой траектории (*г*) (из: Tinbergen, 1978).

Интенсивность реакции (погоня за моделью), показанная *столбиками*, мало зависит от цвета модели, не зависит от ее формы и увеличивается при сокращении дистанции и при движении модели по волнистой траектории.

расстояние, с которого возможно предметное восприятие облика партнера, воспринимаемого в качестве «генерализованного зрительного стимула» (Brown, 1965), самец и самка обмениваются целой серией сигналов разных модальностей — визуальных (приподнимание самцом ног передней и средней пар, изменение положения крыльев), тактильно-химических (прикосновение ротовых органов самца к генитальной области самки) и акустических (вибрация крыльев у самца) сигналов. В качестве важных опти-

ческих регуляторов взаимодействия рассматриваются также действия, ведущие к изменению ориентации партнеров друг относительно друга: приближение, обход самцом самки, его остановки перед ней и т. д. Возникающие мутационные изменения в этих ориентировочных компонентах могут существенным образом сказываться на репродуктивном успехе мутантных самцов (Erman, Parsons, 1984), что указывает на важность такого рода факторов в обеспечении согласованности действий половых партнеров перед копуляцией.

Особый случай влияния зрительных контактов в раннем возрасте на формирование морфологического облика имаго и на многие особенности их физиологии на стадии имаго описан у ряда видов перелетной саранчи *Schistocerca*, *Locusta* и др. Личинки, рассеивающиеся сразу же после вылупления из яиц, превращаются в имаго «одиночной фазы»; другие, развивающиеся в скоплениях, дают начало особям иного типа, отличающимся от одиночных морфометрически, деталями окраски, особенностями поведения (в частности, повышенной двигательной активностью) и пониженной плодовитостью. Как показал Шовен (Chauvin, 1970), по крайней мере часть этих событий обязаны зрительной стимуляции: личинки, изолированные в стеклянных пробирках, помещенных в группу стадных насекомых, приобретают стадную окраску, но лишь на свету. Они могут приобрести такой тип окраски и в темноте, но при этом должны непосредственно контактировать друг с другом. Вот еще один яркий пример комплексного действия визуальных и тактильно-химических стимулов.

Среди хордовых представители бесчерепных (ланцетники), оболочников (асцидии, сальпы, аппендикулярии), а также позвоночных (миноги, миксины) обладают лишь примитивными светочувствительными органами. Парные глаза, обеспечивающие восприятие зрительных образов, впервые появляются здесь у хрящевых и костистых рыб. Характер расположения, строения и функционирования глаз определяется особенностями их местообитаний (мелководье, толща воды, абиссаль), экологии (способы питания и избегания хищников) и другими особенностями биологии, так что степень разнообразия в морфологии зрительного аппарата и его возможностей у рыб значительно превышает все то, что известно у наземных позвоночных. У рыб описаны глаза на длинных стебельках, парные глаза с двумя хрусталиками в каждом, телескопические глаза, глаза с оптической осью, направленной под углом 45° кверху, и т. д. У видов, закапывающихся в грунт, глаза зачастую редуцированы, а у некоторых пещерных форм вообще отсутствуют (Протасов, Сбикин, 1970).

В целом, однако, для большинства дневных рыб зрение является важнейшим инструментом ориентации в пространстве. Его возможности в сфере межвидовых отношений и внутривидовой коммуникации во многом определяются степенью прозрачности воды и, разумеется, уровнем освещенности. Такие рыбы, как кефаль и ставрида длиной 5.5 см, четко различают партнеров

одного с ними размера на расстоянии около 0.5 м при освещенности 0.01 лк и за 1.0—2.7 м при 100 лк (Протасов, 1978). Иногда дают и гораздо более высокие оценки дальности видения (до 25 м), полагая, что для крупных рыб здесь единственным лимитирующим фактором служит прозрачность среды (Богатырев, 1970).

Ведущая роль зрения в жизни многих рыб делает его важным регулятором их совместной деятельности (взаимная стимуляция в сфере питания, синхронный уход от опасности) и пространственной организации группировок особей. У пелагических стайных рыб важнейшим фактором поддержания целостности так называемой ходовой стаи является оптомоторная реакция, заставляющая рыб следовать в одном направлении примерно с одинаковой скоростью. К ночи, с потерей рыбами визуальных контактов, ходовая стая рассеивается до утра (Радаков, 1972). У территориальных видов рыб рассредоточение особей осуществляется средствами дистантной визуальной сигнализации. Подвижное равновесие между стремлением обосноваться в сфере видимости других особей своего вида и стремлением к эффективной самоизоляции наблюдается у тех видов, самцы которых в период размножения формируют компактные колониальные поселения. В пределах такой колонии каждый самец охраняет небольшую территорию, а после посещения ее самкой — отложенную ею икру и вылупляющихся из нее мальков. Хозяин каждой территории при появлении на ее границе другого самца стремительно сближается с ним, что в большинстве случаев само по себе служит эффективным сигналом, вызывающим бегство пришельца (Colgan et al., 1981).

Наряду с такого рода недифференцированными сигналами у рыб описаны и гораздо более специализированные, функционирующие в качестве сигналов угрозы, подчинения, стимуляции половой активности партнера и обеспечения единства семейной группы у тех видов, у которых один или оба родителя заботятся о потомстве (обзор см.: Протасов, Дарков, 1970). Визуальные компоненты такого рода сигналов включают в себя изменения окраски (обычно у самцов), положения тела относительно субстрата, отдельных органов (жаберных крышек, плавников) относительно оси туловища, а также траекторий движения рыбы, ориентированного на значимые объекты внутри оптического сигнального поля (граница территории, выстроенное самцом гнездо и т. д.) (рис. 92). У глубоководных форм внутривидовая и межвидовая коммуникация зачастую осуществляются с использованием биолюминисцентного свечения (Протасов, Дарков, 1970).

Адекватное поведение особи по отношению к другим членам стаи, территориальным соперникам или половому партнеру во многом определяется врожденными реакциями на обобщенные конфигурации зрительных стимулов — так называемые релизерные схемы. Такова жестко запрограммированная реакция орального контакта самки с анальным плавником самца, несущим контрастные глазчатые пятна (рис. 93), у тех видов *Haplochromis*, где самка вынашивает оплодотворенную икру во рту. Сразу после

икрометания она забирает икру в рот и как бы в продолжение этого действия начинает прикасаться губами к имитирующим икринки пятнам на анальном плавнике самца. Тот выпускает молоку, и икра оплодотворяется непосредственно во рту самки.

Многочисленные опыты с предъявлением рыбам грубых моделей показывают, что те или иные особенности внешнего облика «компаньона» существенны для прочих особей в одних ситуациях и не существенны в других. Например, у меченосца *Xiphophorus helleri* сильно удлиненный анальный плавник самца (гоноподиум),

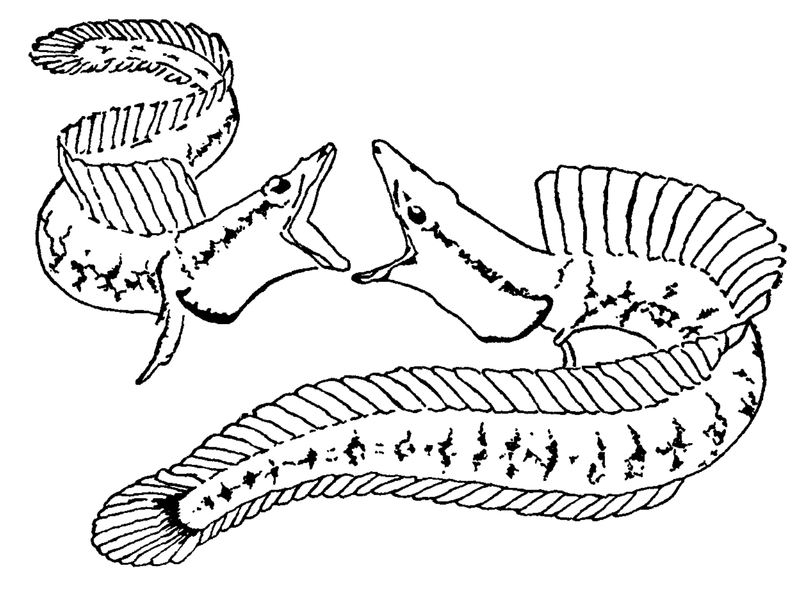


Рис. 92. Территориальный конфликт между самцами *Chaenopsis ocellata* (*Blennidae*) (из: Wilson et al., 1973).

как ни странно, не является значимым визуальным стимулом для самок, но весьма значим во взаимоотношениях самцов, выступая в качестве главного релизера их взаимных агрессивных реакций (Hemens, 1966). Пигментированное пятно вблизи урогенитального отверстия у самок ряда видов *Gambusia* является для самца своего рода мишенью, куда он направляет кончик гоноподиума в момент копуляции. Этот стимул обладает настолько мощным релизерным эффектом, что в случае предъявления самцу грубой модели с темным пятном в грудной, а не в анальной области самец меняет обычное направление подхода к «самке» на обратное и направляет гоноподий в нетипично расположенное пятно (рис. 94). Другие примеры реагирования рыб на сильно схематизированные релизеры показаны на рис. 95.

В контрасте с подобным автоматизмом реагирования на простые релизерные схемы стоит способность рыб соотносить их с общими размерами объекта. При демонстрации самцу сильно

уменьшенного фотографического изображения другого самца того же вида последний воспринимается как жертва. То же изображение, сопоставимое с размерами «зрителя», вызывает у него агрессивную реакцию. Наконец, сильно увеличенное изображение расценивается в качестве хищника и обращает самца в бегство.

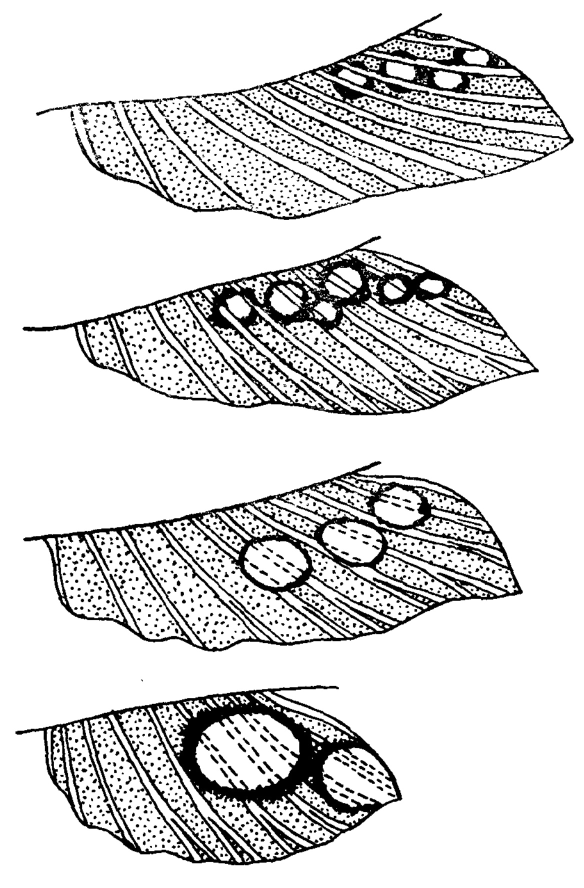


Рис. 93. Глазчатые пятна на анальном плавнике 4 видов африканских цихлидовых рыб (из: Heymer, 1977).

Отметим также, что у мальков, возможно, отсутствует запечатление на окраску, существенное в явлении полового импринтинга у птиц (Weber, Weber, 1976).

Среди амфибий у представителей безногих зрение вторично утрачено в связи с их роющим образом жизни. У хвостатых (тритоны, саламандры и др.) у ряда видов хорошо развит половой дихроматизм, что косвенно свидетельствует в пользу возможности узнавания конспецифического полового партнера с помощью зрения. Однако доминирующими модальностями в сфере половых

отношений являются здесь обоняние и тактильная чувствительность (Марголис, Мантейфель, 1978). У саламандр опознавание пола при встрече двух особей происходит лишь при непосредственном телесном контакте — по способу проб и ошибок (Joly, 1966). Самцы обыкновенного тритона *Triturus vulgaris* при содержании отдельно от самок адресуют брачные демонстрации другим самцам своего вида, рыбам, моллюскам и даже неодушевленным объектам (Halliday, 1975). У сибирского углозуба *Hynobius keiserlingi* описаны компактные скопления самцов в период размножения. Хотя не исключена роль зрительных сигналов в формирова-

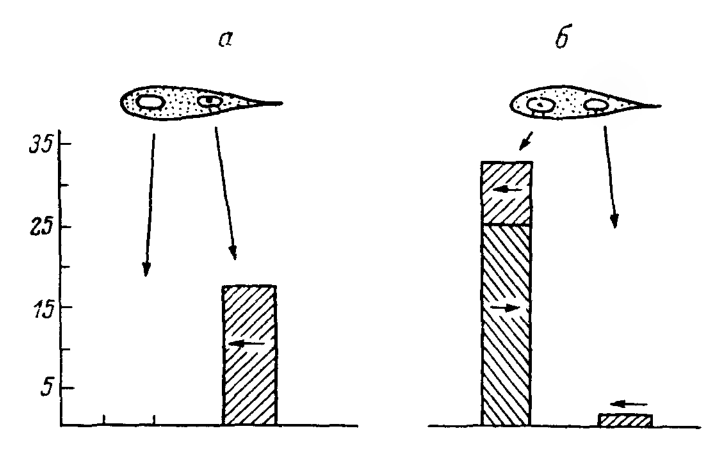


Рис. 94. Частота прикосновений гоноподиума самцов *Gambusia aurata* к имитации анального пятна на модели самки (из: Peden, 1973).

а — пятно в нормальном положении; *б* — пятно в грудной области. *Столбиками* показана частота прикосновений и подходов самца к модели сзади (естественное направление) или спереди. Объяснения в тексте.

нии этих «токов», главная роль принадлежит, вероятно, обонятельным и вибрационно-тактильным стимулам. Взаимная агрессивность самцов редка — даже в случае попыток их спаривания друг с другом или нескольких самцов с одной самкой (Берман и др., 1983). У совершенно слепых форм (таких, как *Proteus anguensis*) границы территорий обозначаются химическими метками (Briegleb, 1962).

Территориальность, поддерживаемая средствами акустической и визуальной сигнализации, сравнительно широко развита среди бесхвостых амфибий, в частности — у полуводных и древесных лягушек. Самцы охраняют или небольшие территории диаметром порядка 1 м в скоплениях типа токов (см.: Панов, 1983а), или значительно более обширные участки вдоль берега водоема. Например, самцы *Rana catesbiana* способны контролировать береговые «линейные» территории протяженностью до 9—25 м (Wiewandt, 1969). Вторжение конкурентов отражается стремительным продвижением хозяина в сторону нарушителя границы. Специфи-

ческие сигналы угрозы при этом отсутствуют. В брачном поведении бесхвостых зрение играет роль лишь в момент сближения с потенциальным половым партнером, после чего дальнейшие взаимодействия осуществляются с помощью тактильных, вибрационных и акустических стимулов. Самец в состоянии полового возбуждения проявляет позитивную реакцию на весьма широкий диапазон зрительных стимулов, начиная от самцов своего вида и кончая такими объектами, как красная мыльница или шарик

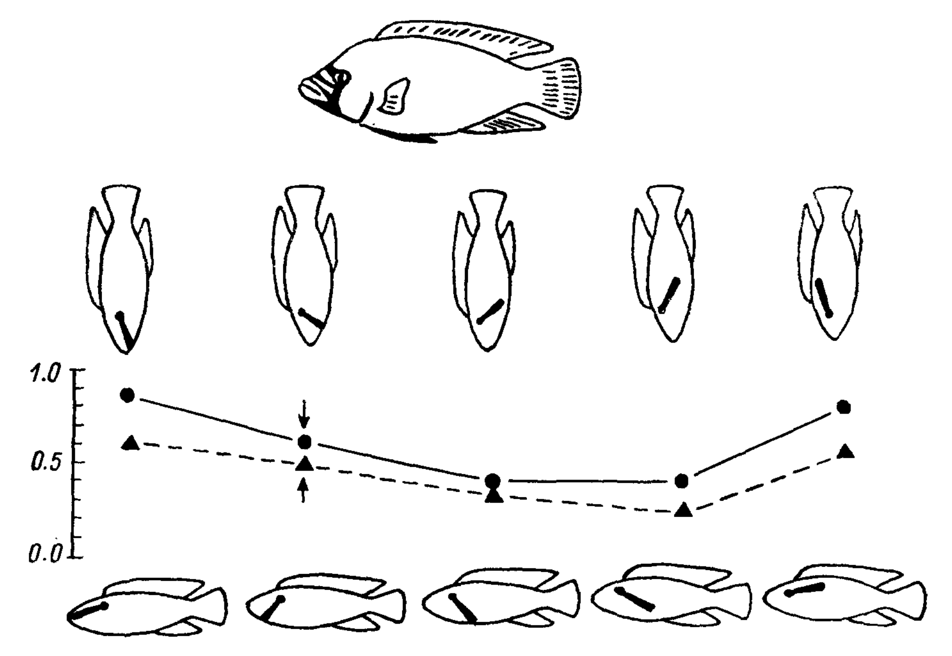


Рис. 95. Частота агрессивных реакций самцов цихлиды *Haplochromis burtoni* на модель с естественным (показано *стрелками*) и измененным положением черной головной полосы (по: Heilihenberg et al., 1972).

Реакция более интенсивна в ответ на предъявление вертикально ориентированной модели (*кружки*), нежели горизонтальной (*треугольники*), поскольку во время конфликтов самцы этих рыб обычно обращены головой вниз. Максимальна реакция на модели, отличающиеся по расположению головной полосы от оригинала (*верхний рисунок*).

для игры в пинг-понг. Необходимым условием реакции амплексуса (обхватывания самцом объекта влечения) является определенный характер движения такого объекта (Мантейфель, 1977).

В отличие от амфибий у многих рептилий зрение является главным каналом связи со средой и ведущим инструментом ориентации в пространстве и при взаимодействии с себе подобными (Madison, 1977). В частности, у тех видов ящериц, которые обитают в открытых ландшафтах (например, относящиеся к обширному роду *Agama*), мы наблюдаем высоко развитые формы территориальных отношений среди самцов, отличающиеся от территориальности у птиц лишь отсутствием акустической сигнализа-

ции. У *Agama sanguinolenta* самцы охраняют индивидуальные участки диаметром до 50 м, причем действенность такой охраны обеспечивается регулярным патрулированием границ территории (Панов, 1983а). Такое поведение является новоприобретением рептилий, сближающим их территориальное поведение с наиболее высокоразвитыми его формами у птиц и млекопитающих. Самцы степной агамы обладают прекрасным зрением. В сочетании с тенденцией занимать наиболее высокие точки в пределах своих территорий (так называемый hilltoring — Shields, 1967) это позволяет им осуществлять дистантную визуальную связь с хозяевами соседних участков на расстоянии до 70 м и экстренно реагировать

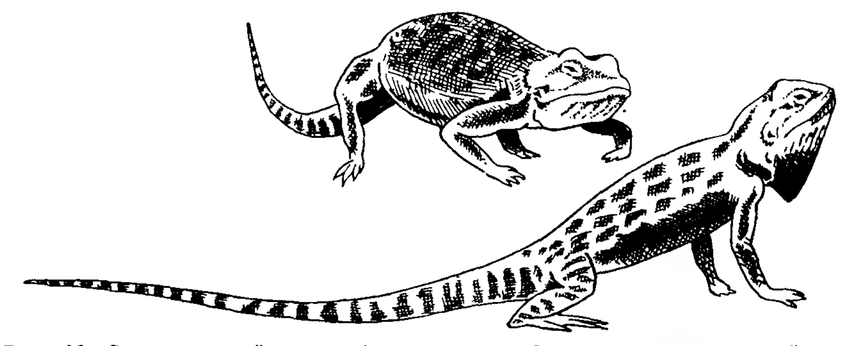


Рис. 96. Самец степной агамы *Agama sanguinolenta* в демонстративной позе (*на переднем плане*) и угрожающая ему самка (*на заднем плане*) (из: Панов, 1983б).

на появление самок. В качестве сигнальных средств здесь потенциально могут использоваться как всевозможные позы и телодвижения (рис. 96), так и способность к мгновенным изменениям окраски (Панов, 1983б). Подобного рода поведенческие реакции описаны у многих видов ящериц (см.: Biology. . ., 1977), однако их сигнальное значение требует дальнейших углубленных исследований (Jenssen, Hover, 1976). Вполне очевидно, что ящерицы решают сложные задачи по распознаванию цветов и конфигураций (Dücker, Reush, 1973). Вместе с тем в опытах было показано, что перекрашивание горловой складки кожи, используемой самцами многих видов в демонстративном поведении (рис. 96), мало сказывается на привлекательности самца для самок, тогда как хирургическая операция, не позволяющая самцу растягивать горловую складку в виде мешка, резко снижает его успех у самок (Crews, 1975).

Важную роль зрение играет, по-видимому, и во внутривидовых отношениях у крокодилов, но гораздо менее значимо в коммуникации у наземных черепах. Так, у *Testudo horsfieldii* территориальное поведение в строгом смысле слова отсутствует, а поиски самцом самок основаны главным образом на систематическом прочесывании им местности и на восприятии звуков, генерируемых при перемещениях самки (шуршание травы, стук панциря о субстрат).

С помощью зрения самец способен обнаружить самку (и то лишь движущуюся) в совершенно открытой местности с расстояния не более 10 м. Самец, которого нерецептивная самка сбросила с себя при его попытке сделать садку, испытывает трудности в повторном обнаружении партнерши и при этом пытается копулировать с камнем или с носком сапога стоящего рядом наблюдателя. При ухаживании самца за самкой при попытках копуляции он производит непрерывные, более или менее ритмичные покачивания головой в вертикальном направлении. Это движение в принципе может играть роль визуального стимула, побуждающего самку к спариванию — наравне с такими тактильными сигналами, как просовывание головы самца под карапакс самки спереди, покусывание им ее передних лап, многократные попытки садок (Панов, Галиченко, 1980). Возможности зрения змей и его роль во внутривидовом общении сопоставимы, по-видимому, с тем, что мы видим у черепах.

Среди птиц зрение наряду со слухом служит главным инструментом ближней и дальней ориентации и в целом развито лучше, чем в любой другой группе животных. В отличие от всех прочих позвоночных здесь нет форм слепых или с редуцированными глазами. Эксперименты показывают, что птицы обладают цветным зрением и что особи каждого данного вида проявляют позитивную избирательность к тем цветам, которые соответствуют видоспецифическим особенностям их собственной окраски (Ильичев, Вилкс, 1978).

Вне периода размножения особи многих видов птиц держатся моновидовыми или смешанными стаями, внутри которых постоянные зрительные контакты между особями обеспечивают более эффективное использование кормовых ресурсов (за счет взаимного подражания) и экстренное реагирование на появление хищников (обзор см.: Панов, 1983а). Дистантная визуальная связь используется также во время протяженных сезонных миграций. Вместе с тем немало видов придерживаются территориального способа существования как в период размножения, так и во время пролета и зимовок. Рассредоточение семейных групп в сезон гнездования, равно как и особей, мигрирующих и зимующих в одиночку, в значительной степени регулируется дистантной визуальной сигнализацией. У оседлых территориальных видов, обитающих в открытых ландшафтах, рассредоточение особей или их преемственных группировок поддерживается средствами визуально-акустической сигнализации на протяжении круглого года.

У многих видов, особенно из числа тех, которые привязаны к открытым местообитаниям, важным элементом территориального поведения являются специфические демонстративные полеты, одновременно выполняющие и функцию привлечения полового партнера. Эффектные воздушные демонстрации, служащие той же цели, а также способствующие синхронизации половой активности самца и самки в формирующейся паре, описаны и у видов, лишенных истинной территориальности (рис. 86).

Как правило, демонстративный полет представляет собой комплексный визуально-вокальный сигнал.

Многие виды птиц в период размножения формируют компактные скопления. Таковы, во-первых, колониальные виды, для каждого из которых существует свой оптимум плотности гнездования, построенный на компромиссе двух противоположных тенденций:

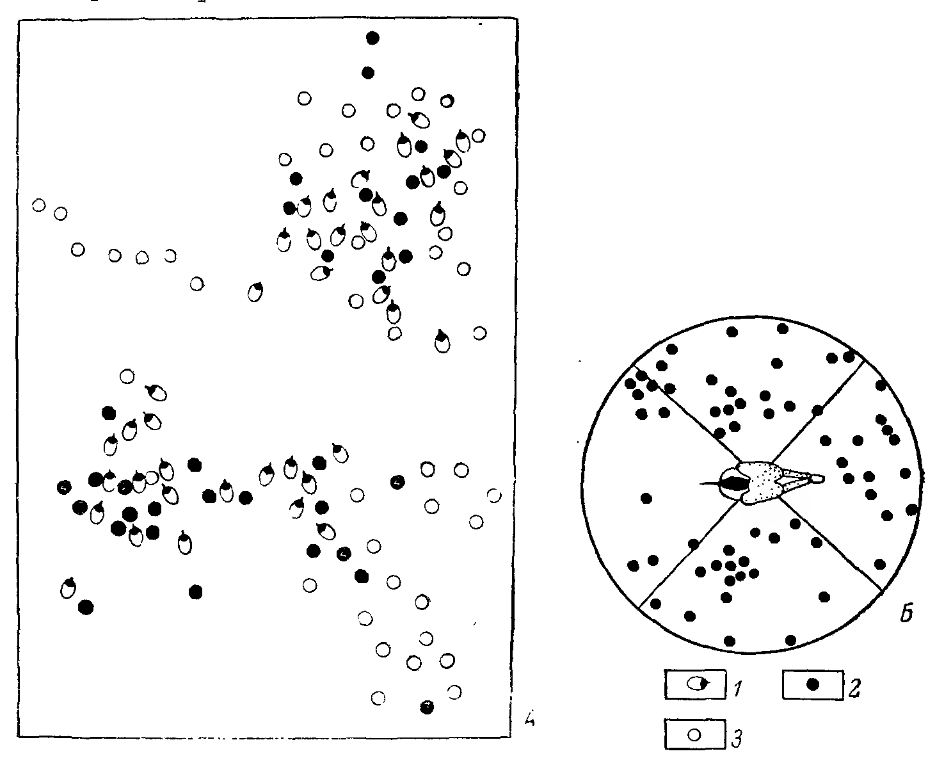


Рис. 97. Порядок заселения пестроносыми крачками *Thalasseus sandvicensis* участка местности, на котором выставлены чучела птиц этого вида (*А*), и суммарная картина расположения гнезд относительно чучел (*Б*) (по: Veen, 1977).

1 — чучела; 2 — гнезда, яйцекладка в которых началась до 26 мая (*верхняя группа*) и до 5 июня (*нижняя группа*); 3 — гнезда, в которых яйцекладка началась позже указанных сроков. В огромном большинстве случаев гнезда закладываются по бокам и сзади, но не спереди чучела.

стремления находиться в постоянных визуальных контактах с себе подобными и взаимного антагонизма между ближайшими друг к другу соседями (рис. 97). Тот же принцип сохраняется внутри группировок сексуально активных самцов, коллективные демонстрации которых служат источником визуальных и вокальных сигналов, привлекающих сюда готовых к спариванию самок.

Для ряда видов, у которых самцы собираются на такого рода токах, характерны любопытные формы так называемой предметной деятельности, за счет которой место тока приобретает роль

весьма значимого элемента зрительного сигнального поля. Например, в местах сборищ самцов черно-белого манакина *Manacus manacus* (из неотропического сем. *Pipridae*) каждый из них регулярно производит очистку от листьев и растительной ветоши своей индивидуальной площадки, посреди которой возвышается вертикальный стволик куста, с которого самец также обрывает все листья. Синхронные демонстрации самцов заключаются в том, что они крутятся в горизонтальной плоскости вокруг этих стволиков и время от времени перескакивают на соседние прутики, производя при этом особые механические звуки с помощью своих крыльев (Snow, 1962). Расчистка самцом места своих постоянных демонстраций описана и у видов, у которых самцы не образуют компактных токов, например у фазана-аргуса *Argusianus argus*. По мнению Девисона (Davison, 1982), чрезвычайно экстравагантные позы самца аргуса, демонстрирующего самке сотни глазчатых пятен на своих крыльях и хвосте, являются своего рода суперстимулом, имитирующим присутствие одновременно многих особей, как это имеет место на типичных токах у других видов птиц (рис. 98).

Еще более развитые формы предметной деятельности, приводящей к конструированию сложно структурированных оптических стимулов, характерны для беседковых птиц сем. *Ptilohorhynchidae* из Австралии и Новой Гвинеи. У некоторых видов этой группы самцы лишь расчищают свои индивидуальные площадки, украшая их затем перевернутыми листьями. Другие строят разного рода беседки, иногда располагая их в сфере видимости других самцов (как на типичных токах), а чаще — в центре своих довольно обширных территорий. Форма беседки у разных видов различна (рис. 99). Большинство видов украшает беседки плодами, цветами, раковинами моллюсков, костями, а вблизи человеческого жилья—автомобильными ключами, вставными зубами, очками, детскими игрушками и т. д. У 6 видов самцы окрашивают стенки беседки соком ягод с помощью особых кисточек, изготовляемых птицами из размочаленных на конце палочек. Цвет украшений и краски для стенок иногда отвечает цвету оперения, глаз и клюва данного вида, но подчас подчиняется чисто индивидуальным пристрастиям того или иного самца (Diamond, 1982). У шалашника *Amblyornis macyregoriae* самец в момент появления самки прячется в свою беседку, выставляя наружу лишь свой ярко оранжевый хохол. Дальнейшие взаимоотношения партнеров напоминают игру в прятки, продолжающуюся до момента спаривания иногда по получасу (Pruett-Jones, Pruett-Jones, 1983).

Аналогичную роль пространственного организатора взаимоотношений самца и самки могут играть и строящиеся гнезда у ряда других видов птиц. Во взаимодействиях между территориальными конкурентами в периоды формирования пары на стадии синхронизации половой активности самца и самки при их подготовке к копуляции и непосредственно в момент спаривания для каждого вида птиц характерны специфические позы, в кото-

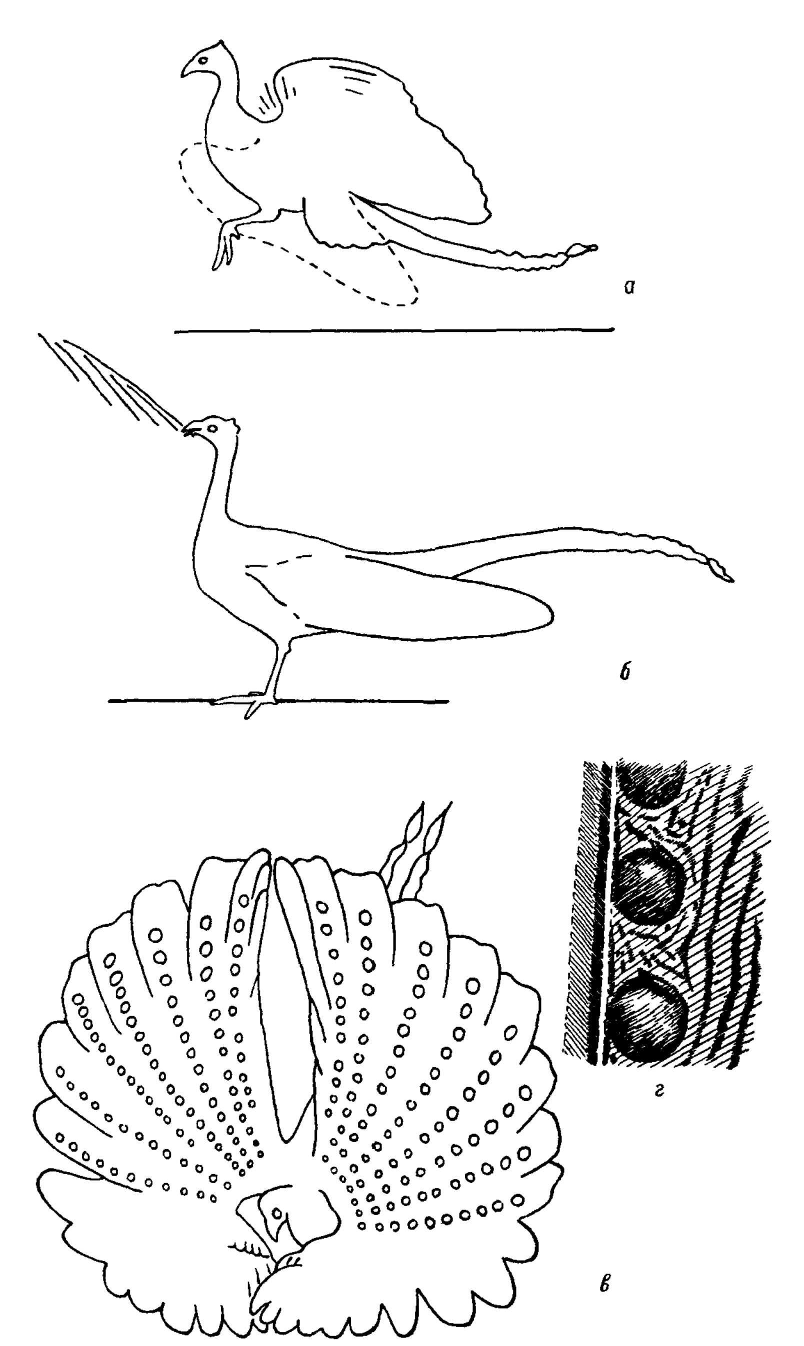


Рис. 98. Самец фазана-аргуса *Argusianus argus*, расчищающий свою токовую площадку взмахами крыльев при взлете (*а*) или выбрасывая ветки за ее пределы (*б*) и демонстрирующий перед самкой (*в*) (из: Davison, 1982); *г* — глазчатые пятна на крыльях самца (из: Darwin, 1871).

рых демонстрируются характерные покровные структуры (рис. 100) и особенности окраски. Сигнальная роль этих визуальных признаков в ряде случаев показана экспериментально. Например, закрашивание красных «эполет» у самца *Agelaius phoeniceus* (Icteridae) сильно снижает его шансы удержать за собой территорию, чего не происходит даже при лишении самца способности петь (Smith, 1972, 1976).

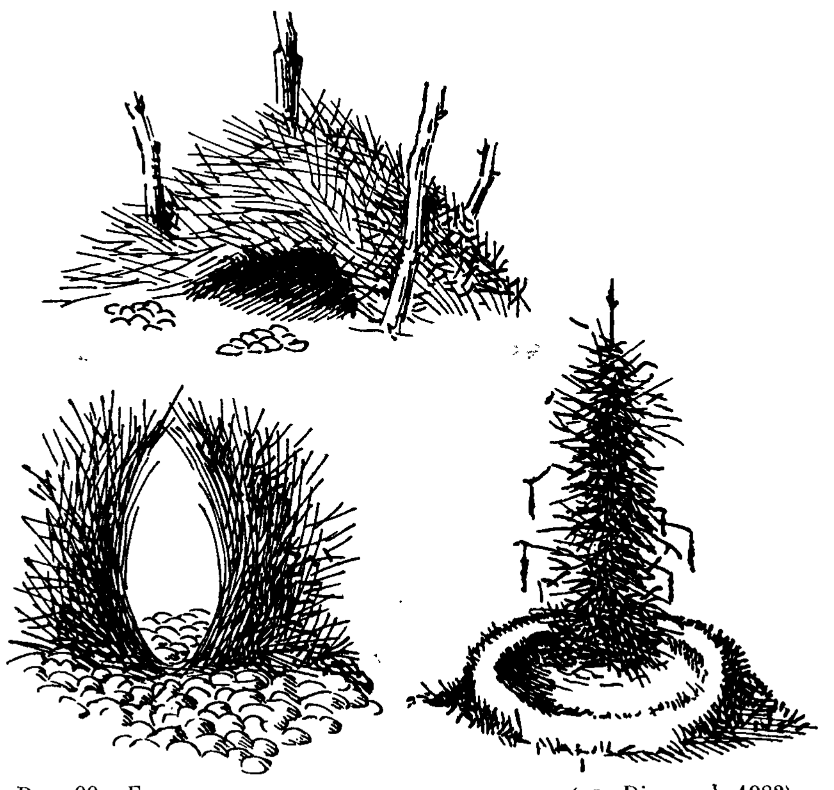


Рис. 99. «Беседки» трех видов птиц-шалашников (из: Diamond, 1982).

Особый случай использования всевозможных визуальных сигналов мы находим у птиц, практикующих гнездовой паразитизм (рис. 101). У них взрослые особи окрашены криптично или имитируют окраску хищников (как, например, у наших кукушек), а полость рта птенцов удивительно сходна с таковой у птенцов их хозяев (Payne, 1967).

При всей важности зрения для большинства млекопитающих — как с дневным, так и с ночным образом жизни — во многих группах этого класса ведущей сенсорной системой является все же обоняние. В тех случаях, когда роль зрения достаточно велика в обеспечении функций добывания пищи и дистантной связи между особями, значительная часть внешней информации посту-

пает за счет комплексных визуально-ольфакторных сигналов, а на коротких расстояниях — также с использованием стимулов

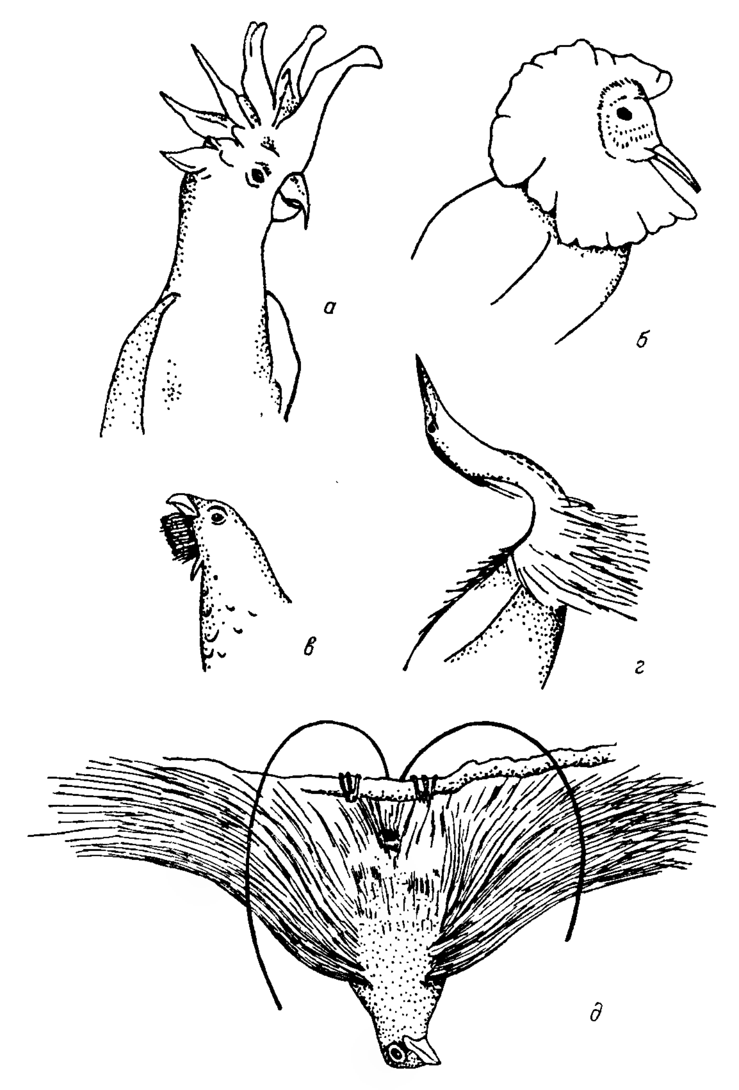


Рис. 100. Использование украшений из перьев в демонстративном поведении птиц (из: Morris, 1956).

а — попугай-какаду; *б* — турухтан; *в* — глухарь; *г* — серая цапля; *д* — райская птица

визуально-тактильной природы. Вместе с тем в качестве весьма важного канала связи со средой и с себе подобными выступает зрение у обитателей открытых пространств и (или) у видов, которым свойствен групповой образ жизни. Например, у беличьих

Spermophilus особь, помещенная в закрытое помещение посреди колониального поселения своего вида, быстро вырабатывает инструментальный рефлекс «открывания окна», причем единственным подкреплением при этом служит возможность наблюдать

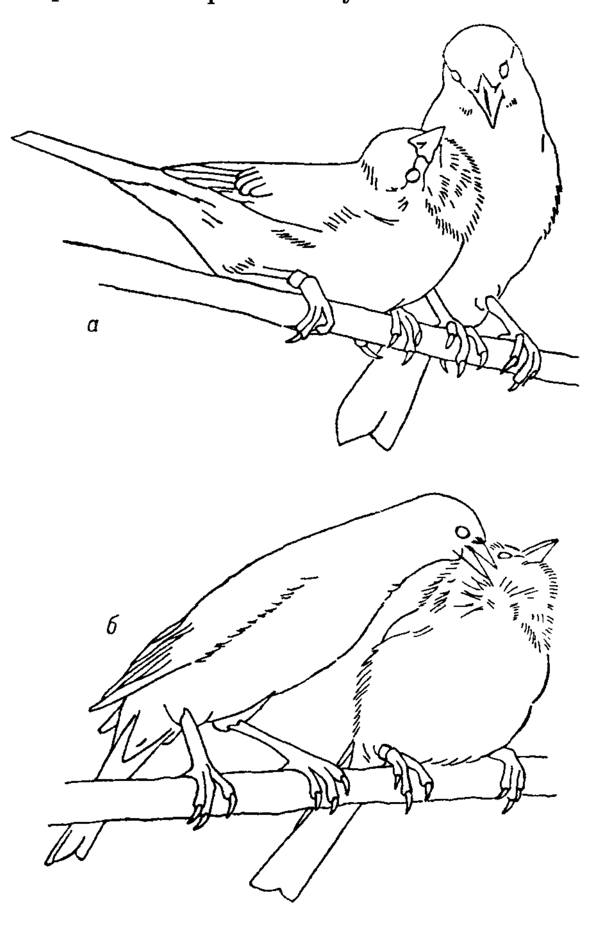


Рис. 101. Позы приглашения к чистке оперения, принимаемые паразитической воловьей птицей *Molothrus badius* (*а* — слева, *б* — справа) перед трупиалом *Agelaius ruficapillus* (из: Selander, 1964).

Предполагают, что эти позы блокируют агрессивность вида-хозяина, позволяя паразиту отложить яйца в его гнездо.

происходящее снаружи (Steineger et al., 1972). Среди млекопитающих зрительное общение выполняет важную роль у сумчатых, китообразных, хищных, копытных и приматов. Фундаментальные характеристики зрения при сравнении этих групп друг с другом могут быть существенно различными, поскольку в каждой из них визуальный канал связи зачастую призван обслуживать принципиально разные биологические потребности. Например, у ряда

ластоногих, образующих в период размножения компактные лежбища, зрение развито относительно слабо, будучи ориентированным в основном на обмен визуальными сигналами ближнего действия. С другой стороны, у высших приматов с их менее развитым обонянием обмен дистантными сигналами обеспечивается в основном через визуальный канал. Именно в этой группе максимальное развитие получает и цветное зрение, в связи с чем, вероятно, многие виды приматов обладают яркой окраской меха или кожных участков лицевой и аногенитальной области. В ряде случаев показано, что эти особенности окраски выступают в качестве важных сигнальных структур, используемых при внутривидовом общении (например, «половая кожа» у самок многих обезьян).

У млекопитающих, ведущих так называемый одиночный образ жизни, территориальность во многих случаях поддерживается без использования прямых визуальных контактов между обладателями соседних индивидуальных участков — в основном путем ольфакторного маркирования границ территории. Однако такие пограничные метки, как «поскребы» (следы когтей) на земле и на вертикальных предметах, несущие запах урины и подошвенных пахучих желез, играют роль комплексных визуально-ольфакторных сигналов (например, у кошачьих — Tudge, 1981). Аналогичную функцию выполняют кучи помета, оставленные на границах территории и в ее пределах самцами территориальных копытных, в частности у ряда видов антилоп (Joubert, 1972).

Вместе с тем, как подчеркивает Джоуберт, наиболее действенным механизмом территориального рассредоточения самцов у антилопы сассаби (*Damaliscus lunatus*) служит не ольфакторное мечение границ участка калом и мочой, а так называемая статико-оптическая маркировка территорий: территориальный самец выбирает наиболее возвышенные части своего участка (для этого часто используются старые термитники) и подолгу остается здесь, осматривая свои владения и контролируя акустическую среду приподнятыми и расставленными в стороны ушными раковинами. Эти периоды стационарного саморекламирования чередуются с систематическими обходами границ территории (патрулирование), во время которых живущие по соседству самцы нередко вступают в ближний визуальный контакт и обмениваются всевозможными демонстрациями или же вступают в агонистические взаимодействия (рис. 102). Важными визуальными сигналами служат позы дефекации и уринации.

Такого рода взаимное демонстрирование территориального статуса занимает основную часть времени и у тех видов антилоп, самцы которых формируют тока. Двигательная активность самцов в этом случае одновременно выполняет функции территориального сигнала и служит средством привлечения самок. При этом визуальные сигналы, поступающие от группы демонстрирующих самцов, действуют вместе с акустическими (хоровой свист) и ольфакторными (концентрированный запах мочи и кала) (Buech-

ner. 1974). Принципиально сходную картину являют собой лежбища таких ластоногих, как морские котики, морские львы и сивучи из сем. Ушастых тюленей и морские слоны из сем. Обыкно-

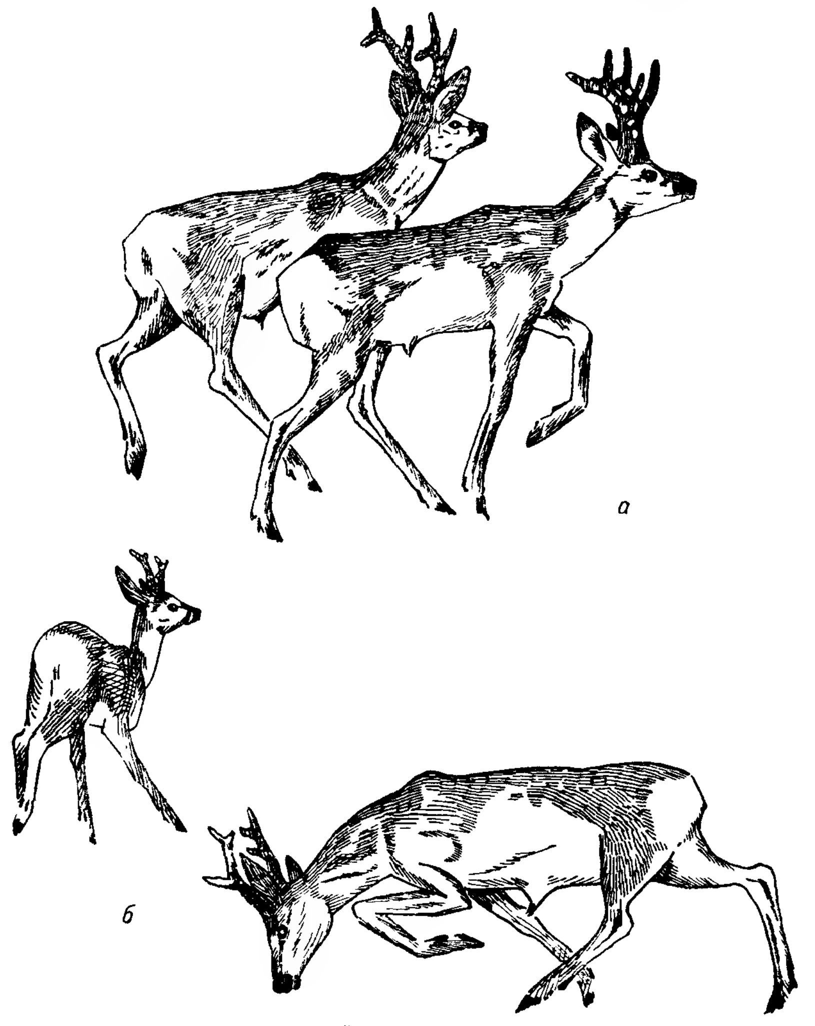


Рис. 102. Территориальный конфликт самцов косули *Capreolus capreolus* (*а*) и бегство одного из соперников в ответ на угрожающую позу второго (*б*) (из: Смирнов, 1977).

венных тюленей. Лежащие по соседству территориальные самцы постоянно обмениваются угрожающими демонстрациями, в силу чего каждый удерживает за собой индивидуальный участок с находящимся здесь гаремом самок.

Визуальные сигналы, используемые во внутривидовом общении млекопитающих, чрезвычайно разнообразны. Например,

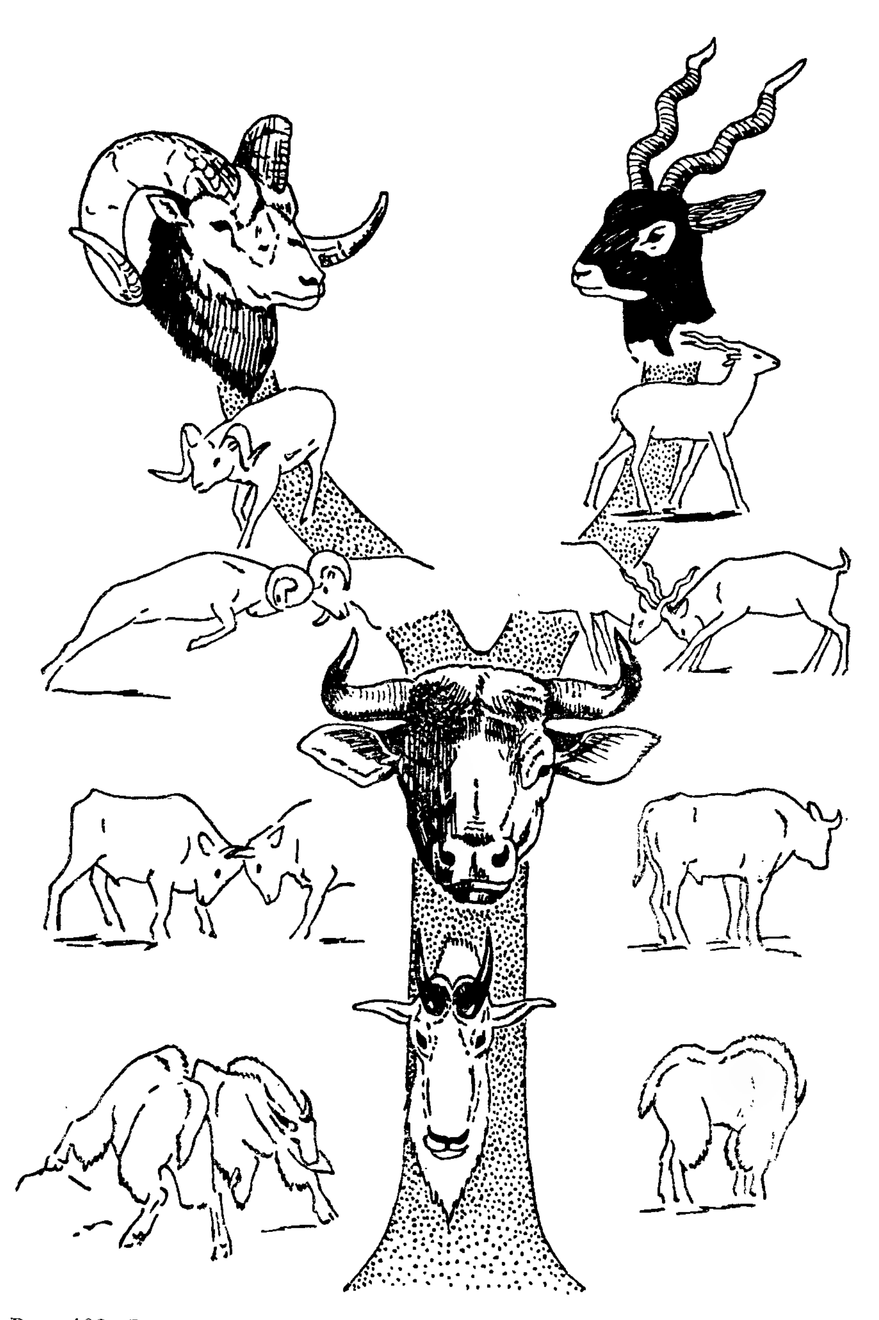


Рис. 103. Эволюция рогов и агрессивного поведения у копытных. Первая стадия — колющие рога, боковая стойка при встрече соперников, нападение сбоку. Через промежуточную стадию происходит переход к встрече соперников лицом к лицу, рога становятся средством утяжеления головы (***вверху слева***) или турнирным оружием борьбы (*вверху справа*) (из: Geist, 1966).

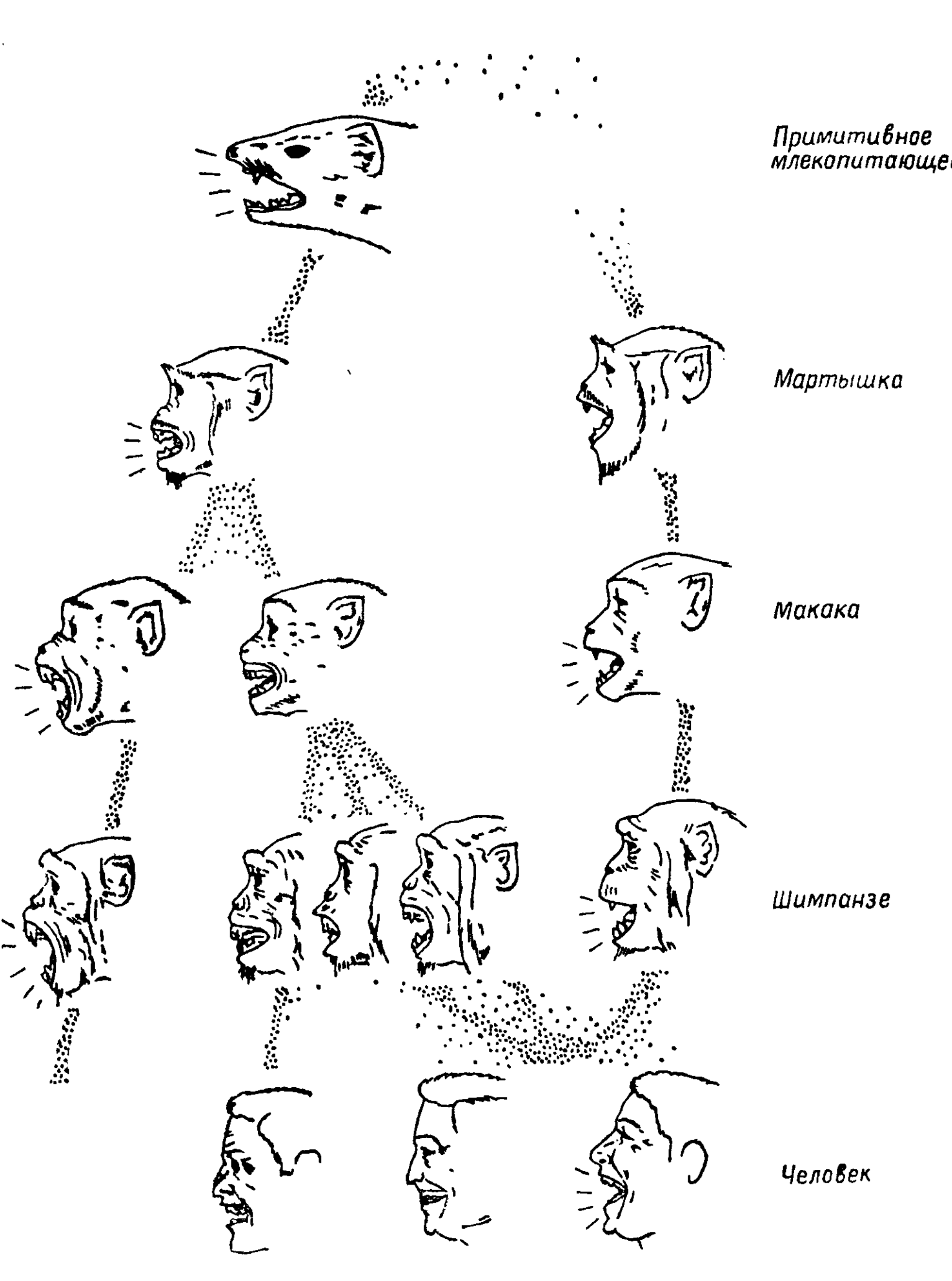


Рис. 104. Эволюция мимически-акустических сигналов у приматов от стадии гипотетического примитивного млекопитающего до человека (по: van Hooff, из: Hinde, 1974).

у парнокопытных Гайст (Geist, 1966) выделяет категорию так называемых демонстративных органов. Они могут быть рассредоточены по всему телу, придавая специфические очертания контуру животного (удлиненная бахрома шерсти на груди, передних ногах, брюхе), или сосредоточены на голове («бороды», рога всевозможной формы). Согласно гипотезе Гайста, можно говорить об эволюционном преобразовании формы рогов, которые лишь на начальных этапах этого процесса выполняют функцию нападения и защиты, а затем через ряд промежуточных стадий приобретают значение демонстративного органа и турнирного оружия (рис. 103). Эксперименты показывают, что утрата рогов самцами оленей сильно снижает их иерархический ранг в системе доминирования и соответственно привлекательность для самок (Lincoln, 1972). Подвижность хвоста у многих видов млекопитающих также определяет его возможные сигнальные функции (Kiley-Worthington, 1976).

Значительное развитие лицевой мускулатуры у млекопитающих предоставляет им еще один, совершенно новый источник визуальной коммуникации — именно, мимические сигналы (рис. 104). В сигнальном репертуаре у ряда видов приматов (в том числе — у человекообразных обезьян) важное место занимают действия с использованием объектов окружающей обстановки. Таковы, например, сигналы угрозы у шимпанзе, состоящие в интенсивном раскачивании рукой ветви дерева, или же особые пробежки, когда животное тащит за собой толстый сук, оторванный им от древесного ствола. Аналогичные демонстрации описаны и у макак (Wolfe, 1981).

И, наконец, у высших приматов обнаружена способность передавать себе подобным информацию о направлении и расстоянии до жизненно важных объектов, а также об их качестве и количестве, с использованием столь эфемерных визуальных сигналов, что исследователь не в состоянии обнаружить их и понять их специфику (Menzel, 1971). Можно предполагать, что по самой своей сути эти сигналы во многом родственны некоторым трудно регистрируемым, бессознательным формам невербальной коммуникации у человека (см., например: Hess, 1977).

КРАТКИЙ ОБЗОР ЭВОЛЮЦИИ НАУЧНЫХ ВЗГЛЯДОВ НА ЗРИТЕЛЬНОЕ ОБЩЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

В истории изучения общения животных именно оптическая сигнализация впервые привлекла к себе внимание ученых. И это вполне понятно, поскольку описание и анализ визуальных сигналов на первых порах не требовали применения специальной аппаратуры — такой, скажем, как звукозаписывающие устройства, без которых невозможна адекватная фиксация акустических сигналов.

Поэтому на примере исследований зрительного общения наиболее удобно проследить эволюцию научных взглядов на общие принципы коммуникации у животных. Среди ранних работ, посвященных этой теме, следует в первую очередь назвать книги Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» и «Выражение ощущений у человека и животных». В этих трудах был собран огромный для того времени материал относительно морфологических структур и так называемых выразительных движений, которые, по мнению великого ученого, обеспечивали взаимное опознавание особями себе подобных и регулирование внутривидовых отношений — таких, как конкуренция между самцами из-за самок, выбор полового партнера и т. д.

Следующий этап более пристального изучения такого рода явлений связан с трудами предшественников и основателей классической этологии — Юкскюля, Хейнрота, Гексли, Лоренца, Тинбергена и их многочисленных последователей, работавших в 40—50-х годах нашего века (Панов, 1975). Трудами этих ученых была заложена концепция, получившая широкое хождение под названием «языка животных». В системе этих взглядов коммуникация животных вообще, и зрительное общение в частности, основана на диалоговом обмене между особями данного вида жестко стереотипными по форме сигналами (так называемыми демонстрациями), каждый из которых обладает собственным, достаточно определенным значением. Таковы брачные сигналы, сигналы угрозы, подчинения, умиротворения и т. д. Дискретный характер таких сигналов, в каком-то смысле подобных лингвистическим конструкциям человеческого языка, позволял рассматривать их как достаточно четко обособленные элементы видового сигнального кода, который, таким образом, возможно задать неким законченным перечнем по типу толкового словаря языковых выражений.

Для объяснения становления такого рода сигнальных кодов в эволюции была выдвинута концепция ритуализации. Суть ее в том, что броские и экстравагантные сигналы, четко выделяющиеся из общей канвы поведения индивида, формируются естественным отбором на базе простых повседневных действий, которые сами по себе не способны эффективно выполнять коммуникативные функции.

Эта система взглядов, отчасти сохраняющая свое значение и сегодня, стала подвергаться разносторонней критике примерно с середины 60-х годов. Для исследователей коммуникации животных становится все очевидней, что демонстрации в их понимании этологами классической школы не столь уж стереотипны, что между ними существует множество переходных вариантов, что одна и та же демонстрация может обладать множеством значений (например, и брачного, и агрессивного сигнала), что схема коммуникации как диалогового обмена демонстрациями сильно уязвима во многих звеньях и, наконец, что эффективная коммуникация возможна и при отсутствии в поведении взаимодействующих

особей каких-либо броских, ритуализованных сигналов (подробнее см.: Панов, 1978, 1983в).

В короткий период увлечения новой методологией, основанной на применении к изучению коммуникации животных методов теории информации, в качестве важных коммуникативных сигналов стали рассматриваться, наряду с демонстрациями, и многие акты так называемого повседневного поведения — такие, как характер локомоции в присутствии партнера, изменение положения коммуникантов в пространстве друг относительно друга и даже сам факт отсутствия каких-либо активных действий.

Одновременно с этим концепции дискретных ритуализованных сигналов противопоставляется идея так называемой градуальной сигнализации, в соответствии с которой структура коммуникативного сигнала может плавно меняться по мере преобразований физиологического состояния его отправителя — обязано ли оно изменениям уровня специфической мотивации (например, половой или агрессивной) или суммарной интенсивности возбуждения (неспецифической активации). В рамках этого подхода ранние представления о коммуникативном коде, слагающемся из неких смысловых сигналов дискретной природы, уступают место взгляду на коммуникацию, как на континуальный процесс взаимной настройки всей системы поведения одной из взаимодействующих особей на поведение партнеров-коммуникантов. Изучение визуальной сигнализации с имманентно присущей ей континуальностью (обязанной отсутствию свойства затухаемости сигнала) дает наиболее очевидные подтверждения именно этой позиции.

В данной системе взглядов подчеркивается способность животных реагировать на длинные ряды сигналов (с потерей индивидуальности самого сигнала), как бы аккумулируя в своем восприятии цепи предшествующих событий. Акценты переносятся с анализа специфики одиночных сигналов на изучение их длительных последовательностей. В этой связи особую важность приобретает явление повторяемости тех или иных актов в цепях поведения особей-коммуникантов. Такая повторяемость рассматривается в качестве избыточности, способствующей повышению надежности трансляции.

Новое понимание коммуникации, как процесса параллельного развертывания во времени целостного поведения особей-коммуникантов, существенным образом отличается от ранних воззрений, согласно которым общение животных уподоблялось диалоговому обмену ритуализованными демонстрациями, вкрапленными в аморфный поведенческий континуум, сам по себе лишенный информационных свойств. Анализ коммуникации, как длительного процесса, развертывающегося в негомогенном пространстве зрительного сигнального поля, в последние годы все шире используется в самых разных областях этологии, намечая тем самым пути плодотворного синтеза между изучением общения животных, с одной стороны, и этологической структуры популяции — с другой.

В данной главе мы ограничились в основном темой внутривидового общения у животных, оставив в стороне многие интересные вопросы использования визуального канала связи в межвидовых отношениях (проблема покровительственной и апосематической окрасок и поведения, роль видоспецифических визуальных сигналов в поддержании репродуктивной изоляции между близкими видами — см.: Панов, 1968) и т. д. Практически вне поля зрения оказались и некоторые другие явления — в частности, связанные с феноменом запечатления (импринтинга) на оптические стимулы в онтогенезе особи. Можно было бы назвать и другие не затронутые здесь аспекты зрительного общения животных, дальнейшее изучение которого открывает широкие перспективы для плодотворных контактов между зоологическими дисциплинами и физиологией.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М., 1964. 446 с.

Берман Д. И., Бойко Е. А., Михайлова Е. И. Брачное поведение сибирского углозуба. — В кн.: Прикладная этология: Мат. III Всесоюз. конф. по поведению животных. М., 1983, с. 167—169.

Беэр С. А. Формирование социальных взаимоотношений у пауков. — В кн.: Поведение животных в сообществах: Мат. III Всесоюз. конф. по поведению животных. М., 1983, с. 283—284.

Бирштейн Я. А. Подтип Жабродышащие (*Branchiata*). — В кн.: Жизнь животных. М., 1968, т. 2, с. 367—529.

Богатырев П. Б. Некоторые элементы пространственного зрения рыб. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 150—160.

Давиташвили Л. Ш. Теория полового отбора. М., 1961. 538 с.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1975. 559 с.

Ильичев В. Д., Вилкс Е. К. Пространственная ориентация птиц. М., 1978. 284 с.

Ланге А. Б. Подтип Хелицеровые (*Chelicerata*). — В кн.: Жизнь животных. М., 1969, т. 3, с. 10—134.

Мантейфель Ю. Б. Зрительная система и поведение бесхвостых амфибий. М., 1977. 262 с.

Марголис С. Э., Мантейфель Ю. Б. Сенсорные системы и поведение хвостатых амфибий. М., 1978. 161 с.

Наумов Н. П. Сигнальные биологические поля и их значение для животных.— В кн.: Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М., 1977, с. 93—110.

Наумов Н. П., Гольдман М. Е., Крученкова Е. П., Овсянников Н. Г., Попов С. В., Смирин В. М. Социальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности. — В кн.: Вопросы териологии. Экология, структура популяции и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М., 1981, с. 31—75.

Панов Е. Н. Этологические механизмы изоляции. — В кн.: Проблемы эволюции, т. 1. Новосибирск, 1968, с. 142—168.

Панов Е. Н. Птицы южного Приморья. Новосибирск, 1973. 376 с.

Панов Е. Н. Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М., 1975. 63 с.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978. 302 с.

Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983а. 423 с.

Панов Е. Н. Знаки, символы, языки. М., 1983б. 246 с.
Панов Е. Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. — В кн.: Проблемы этологии наземных позвоночных. Итоги науки и техники. Сер. Зоол. позв., т. 12. М., 1983в, с. 5—70.
(*Панов Е. Н.*) *Panow E. N.* Die Würger der Palaarktis. Die Neue Brehm-Bücherei, N 557. Wittenberg; Lutherstadt, 1983г. 196 S.
Панов Е. Н., Галиченко М. В. О пространственной организации популяций среднеазиатской черепахи *Testudo hersfieldii* в Бадхызе. — Зоол. журн., 1980, т. 59, с. 875—884.
Протасов В. Р. Поведение рыб. М., 1978. 296 с.
Протасов В. Р., Дарков А. А. Зрительная сигнализация у рыб. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 161—190.
Протасов В. Р., Сбикин Ю. Н. Морфологические и функциональные особенности зрения рыб. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 115—149.
Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972. 174 с.
Смирнов М. Н. Очерк поведения косули (*Capreolus capreolus pygargus* Pall.) в западном Забайкалье. — В кн.: Вопросы териологии. Поведение млекопитающих. М., 1977, с. 221—238.
Ainley D. C. Displays of Adelie penguins: a reinterpretation. — In: Biology of penguins / Ed. B. Stonehouse. London, 1975, p. 503—534.
Alcock J. The behavioural consequences of size variation among males of the territorial wasp *Hemipepsis ustulata.* — Behaviour, 1979, vol. 71, p. 322—335.
Alexander A. J. Biology and behavior of Damon variegatus Perty of South Africa and Admetus barbadensis Pocock of Trinidad, W. I. (Arachnida, Pedipalpi). — Zoologica, 1962, vol. 47, p. 25—37.
Altevogt R. Untersuchungen zur Biologie, Ökologie und Physiologie indischer Winkerkrabben. — Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1957, Bd 46, S. 1—110.
Altevogt R. Physiological interrelations of display and locomotion in fidler crabs: an evolutionary aspect. — J. mar. biol. India, 1972, vol. 14, p. 456—467.
Asprey W. P. Wolf spider sociobiology. II. Density parameters influencing agonistic behavior in *Schizocosa crassipes.* — Behaviour, 1977, vol. 62, p. 142—163.
Berg C. J. A comparative ethological study of strombid gastropods. — Behaviour, 1974, vol. 51, p. 274—322.
Biology of reptilia, vol. 7. Ecology and behaviour / Ed. C. Gens, D. W. Tinkle. London, 1977. 736 p.
Briegleb W. Zur Biologie und Ökologie des Grottenholms *Proteus anguineus* Laur. 1768. — Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 1962, Bd 51, S. 271—344.
Bristowe W. S., Locket G. H. The courtship of British *Lycosid spiders* and its probable significance. — Proc. Zool. Soc. Lond., 1926, part 2, p. 317—347.
Brown R. G. B. Courtship behaviour in the *Drosophila obscura* group. Part II. Comparative study. — Behaviour, 1965, vol. 25, p. 281—323.
Buechner H. K. Implications of social behaviour in the management of Uganda kob. — JUCN Publs New ser., 1974, N 24/2, p. 853—870.
Burgess J. W. Social spiders. — Sci. Amer., 1976, vol. 234, p. 101—106.
Campanella P. J. The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies. II. *Libellula luctuosa* (Burmeister). — Behaviour, 1975, vol. 54, p. 278—310.
Chance M. R. A., Jolly C. J. Social groups of monkeys, apes, and men. New York, 1970. 224 p.
Chase R., Boulanger C. M. Attraction of the snail Achatina fulica to extracts of conspecific pedal glands. — Behav. Biol., 1978, vol. 23, p. 107—111.
(*Chauvin R.*) *Шовен Р.* Мир насекомых. М., 1970. 236 с.
Colgan P. W., Nowell W. A., Stokes N. W. Spatial aspects of nest defence by pumkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): stimulus features and application

of catastrophe theory. — Anim. Behav., 1981, vol. 29, p. 433—442.
(*Cott H. B.*) *Котт Х*. Приспособительная окраска животных. М., 1950. 543 с.
Crane J. Comparative biology of salticid spiders at Rancho Grande, Venezuela. Part IV. An analysis of display. — Zoologica, 1949, vol. 34, p. 159—214.
Crews D. Effect of different components of male courtship behaviour on environmentally induced ovarian recrudestcence and mating preference in the lizard, *Anolis carolinensis*. —Anim. Behav., 1975, vol. 23, p. 349—356.
(*Darwin Ch.*, 1871) *Дарвин Ч*. Происхождение человека и половой отбор. — Собр. соч., т. 2. СПб., 1899. 427 с.
Davison G. W. H. Sexual displays of the great argus pheasant *Argusianus argus*.— Z. Tierpsychol., 1982, Bd 58, S. 185—202.
Diamond J. M. Evolution of bovebirds' bowers: animal origins of the aesthetic sense. — Nature, 1982, vol. 297, p. 99—102.
Dingle H. Aggressive behaviour in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. — In: Behavior of marine animals. New York, 1972, vol. 1, p. 126—156.
Dondale C. D. Sexual bahavior and the classification of the *Philodromus rufus* complex in North America (Araneidae: Thomisidae). — Canad. J. Zool., 1967, vol. 45, p. 453—459.
Dücker G., Reusch B. Die visuelle Lernkapazitat von *Lacerta viridis* und *Agama agama*. — Z. Tierpsychol., 1973, vol. 32, S. 209—214.
(*Ehrman L., Parsons P. A.*) *Эрман Л., Парсонс П. А*. Генетика поведения и эволюция. М., 1984. 566 с.
Fay R. R. Multinesory interactions in control of eye-stalk rotation response in the crayfish (*Procambarus clarkii*). — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1973, vol. 84, p. 527—533.
Geist V. The evolution of horn-like organs. — Behaviour, 1966, vol. 27, p. 175—214.
Gleeson R. A. Pheromone communication in the reproductive behavior of the blue crab, *Gallinectes sapidus*. — Mar. Behav. and Physiol., 1980, vol. 1, p. 119—134.
(*Hailman J. P.*) *Хейлмен Дж*. Как птицы обучаются инстинктивному поведению. — В кн.: Птицы. М., 1983, с. 137—147.
Halliday T. R. An observational and experimental study of sexual behaviour of the smooth newt *Triturus vulgaris* (Amphibia, Salamandridae). — Anim. Behav., 1975, vol. 23, p. 291—372.
Hazlett B. A. Ritualization in marine Crustacea. — In: Behavior of marine animals. New York, 1972, vol. 1, p. 97—125.
Hazlett B. A., Estabrook G. F. Examination of agonistic behavior by character analysis. I. The spider crab *Microphyres bicornutus*. — Behaviour, 1974, vol. 48, p. 131—144.
Heiligenberg W., Kramer U., Schulz V. The angular orientation of black eye-bar in *Haplochromis burtoni* (Cichlida, Pisces) and its relevance to aggressivity. — Z. vergl. Physiol., 1972, Bd 76, S. 168—176.
Hemens J. The ethological significance of the sword-tail in *Xiphophorus helleri* (Haekel). — Behaviour, 1966, vol. 27, p. 290—315.
Hess E. H. The role of pupil size in communication. — In: Reading about the social animal / Ed. E. Aronson. San Francisco, 1977, p. 350—362.
Heymer A. Ethological dictionary. Berlin; Hamburg, 1977. 237 p.
Hidika T., Yamashita K. Change of meaning of color in the Uniwelt of butterflies. — Physiol. Ecol. Japan, 1976, vol. 17, p. 15—21.
Hinde R. A. Biological bases of human social behaviour. New York etc., 1974. 462 p.
(*Hinde R. A.*) *Хайнд Р*. Поведение животных. М., 1975. 855 с.
Humpries D. A. The mating behaviour of the hen flea *Ceratophyllus gallinae* (Schrank) (Siphonoptera: Insecta). — Anim. Behav., 1967, vol. 15, p. 82—90.
Jenssen T. A., Hover E. L. Display analysis of the signature display of *Anolis limifrons* (Sauria: Iguanidae). — Behaviour, 1976, vol. 57, p. 225—240.

Joly J. Sur l'ethologie sexuelle de *Salamandra salamandra* (L.) — Z. Tierpsychol., 1966, Bd 23, S. 8—27.
Joubert S. C. J. Territorial behaviour of the tsessebe (*Damaliscus lunatus lunatus* Burchell) in the Kruger National Park. — Zool. Afr., 1972, vol.7, p. 141—156.
Kaiser H. Populationsdynamik und Eigenschaften einzelner Individuen. — In: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie Erlangen 1974 / Ed. P. Muller. Hague, 1975, S. 25—38.
(*Kandel E. R.*) *Кэндел Э*. Клеточные основы поведения. М., 1980. 598 с.
Kiley-Worthington M. The tail movements of undulates, canids and felids with particular reference to their causation and function as display. — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 69—115.
Lighter F. J. The social use of space: aspects of ecology, ethology and endocrinology in the ghost crabs *Ocypode ceratophtalmus* (Pallus) and *Ocypode laevis* Dana. — Dissertation Abstr. int. (B), 1978, vol. 31, p. 116—117.
Lincoln G. A. The role of antlers in the behavior of red deer. — J. Exp. Zool., 1972, vol. 182, p. 233—250.
Lind H. Causal and functional organization of the mating behaviour sequence in *Helix pomatia* (Pulmonata, Gastropoda). — Behaviour, 1976, vol. 59, p. 162—202.
Linsemair K. E. Konstruction und Signalfunktion der Sandpymide der Reiterkrabbe *Ocypode saratan* Forsk. (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae).— Z. Tierpsychol., 1967, Bd 24, S. 403—456.
Madison D. M. Chemical communication in amphibians and reptiles. — In: Chemical signals in vertebrates. New York; London, 1977, p. 135—168.
Menzel E. W. Communication about environment in a group of young chimpanzees. — Folia Primatol., 1971, vol. 15, p. 220—232.
Michelsen A. The sexual behaviour of some longhorned beetles (Col., Cerambycidae). — Entomol. medd., 1966, vol. 34, p. 329—355.
Molenock J. Evolutionary aspects of communication in the courtship behavior of four species of anomuran crabs (Petrolisthes). — Behaviour, 1975, vol. 53, p. 1—30.
Morris D. The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. — Behaviour, 1956, vol. 9, p. 75—113.
Moynihan M. Conservatism of displays and comparable stereotyped patterns among cephalopods. — In: Function and evolution of behaviour. Oxford, 1975, p. 276—291.
Moynihan M. Notes on the behavioor of *Euprymna scolopes* (Cephalopoda: Sepiolidae). — Behaviour, 1983, vol. 85, p. 25—41.
Moynihan M., Rodaniche A. F. The behaviour and natural history of the Carribean reff squid (*Sepioteuthis sepioidea*). Fortschritte der Verhaltennsforschung. Bd 25. Hamburg; Berlin, 1982. 151 S.
Pajunen V. I. Mechanisms of sex recognition in *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind, with notes on the reproductive isolation between *L. dubia* and *L. rubicunda* L. — Ann. Zool. Fenn., 1964, vol. 1, p. 55—71.
Pajunen V. I. Aggressive behaviour and territoriality in a population of *Calopteryx vitgo* L. (Odon., Calopterydidae). — Ann. Zool. Fenn., 1966, vol. 3, p. 201—214.
Payne R. Interspecific communication signals in parasitic birds. — Amer. Naturalist, 1967, vol. 101, 921, p. 363—375.
Peden A. E. Variation in anal spot expression of gambusiin females and its effect on male courtship. — Copeia, 1973, N 2, p. 250—263.
(*Prosser C. L.*) *Проссер Л*. Сравнительная физиология животных. М., 1977, т. 2. 569 с.
Pruett-Jones M., Pruett-Jones S. The bowebirds' labor of love. — Natur. Hist., 1983, vol. 92, p. 49—54.
Raw A. The behaviour of males of the solitary bee *Osmia rufa* (Megachilidae) searching for females. — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 279—285.
Robertson H. M. Mating behaviour and its relationship to territoriality in *Platycypha caligata* (Odonata: Chlorocyphidae). — Behaviour, 1982, vol. 79, p. 11—27.

Rovner J. S. Territoriality in the sheet-web spider *Linyphia triangularis* (Clark) (Araneae, Linyphidae). — Z. Tierpsychol., 1968, Bd 25, S. 232—242.
Rowell T. E., Olson D. K. Alternative mechanisms of social organization in monkeys. — Behaviour, 1983. vol. 86, p. 31—54.
Rowland W. J. The effect of male coloration on stickleback aggression a reexamination. — Behaviour, 1982, vol. 80, p. 118—126.
Salmon M., Stout J. F. Sexual discrimination and sound production in *Uca pugilator* Bosc. — Zoologica, 1962, vol. 47, p. 15—20.
Selander R. K. Behavior of captive South American cowbirds. — Auk., 1964, vol. 81, p. 394—402.
Shields O. Hilltoping. — J. Res. Lepid., 1967, vol. 6, p. 69—178.
Smith D. Y. The role of the epaulets in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*) social system. — Behaviour, 1972, vol. 41, p. 251—268.
Smith D. Y. An experimental analysis of the function of red-winged blackbord song. — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 136—156.
Show D. W. A field study of the black and white manakin *Manacus manacus* in Trinidad. — Zoologica, 1962, vol. 47, p. 65—107.
Steinger A. L., Murie J. O., Hoefer J. Y. Appetence for and reinforcing effects on visual investigation in confined ground squirrels: a preliminary report. — Rev. Comp. Animal, 1972, vol. 6, p. 165—174.
Tavolga W. N. Application of the concept of levels organization to the study of animal communication. — In: Nonverbal communication. Advances in the study of communication and affect. New York; London, 1974, vol. 1, p. 51—76.
Thomas H. T. Field notes on the mating habits of Sarcophaga meigen (Diptera). — Proc. Roy. Enthomol. Soc. Lond. (A), 1950, vol. 25, p. 93—98.
(*Tinbergen N.*) *Тинберген Н.* Осы, птицы, люди. М., 1970. 333 с.
(*Tinbergen N.*) *Тинберген Н.* Поведение животных. М., 1978. 191 с.
Tudge C. The wild cats of England. — New Sci., 1981, vol. 90, p. 154—155.
Veen J. Functional and causal aspects of nest distribution in colonies of the Sandwich Tern (*Sterna sandivicensis* Lath.) — Behaviour, 1977, Suppl. 20, p. 1—193.
Weber P. Y., Weber S. P. The effect of female color, size, dominance and early experience upon mate selection in male convict cichlids, *Cichlasoma nigrofasciatum* Günther (Pisces, Cichlidae). — Behaviour, 1976, vol. 56, p. 116—135.
Wiewandt T. A. Vocalization, aggressive behavior, and territoriality in the bullfrog, *Rana catesbiana*. — Copeia, 1969, N 2, p. 276—285.
Wilson E. O., Eisner T., Briggs W. R., Dickerson R. E., Metzenberg R. L., O'Brien R. D., Susman M., Boggs W. E. Life on earth. Sunderlang, 1973. 1053 p.
Wolfe L. D. Display behavior of three troops of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). — Primates, 1981, vol. 22, p. 24—32.

Часть IV. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПСИХОФИЗИОЛОГИИ

Глава 14

ЭМОЦИИ И ПОВЕДЕНИЕ: ПОТРЕБНОСТНО-ИНФОРМАЦИОННЫЙ ПОДХОД

ИНФОРМАЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ЭМОЦИЙ

Сто лет тому назад была предложена первая физиологическая теория эмоций, которая вошла в историю науки под названием периферической теории Джеймса—Ланге. Статья Джеймса (James, 1884) носила весьма символическое название «Что такое эмоция», и последующие сто лет оказались в сущности посвящены поискам ответа на этот вопрос.

В трудах И. П. Павлова мы находим указания на два фактора, неразрывно связанные с вовлечением мозговых механизмов эмоций. Во-первых, это присущие организму потребности, влечения, отождествлявшиеся И. П. Павловым с врожденными (безусловными) рефлексами. «Кто отделил бы, — писал Павлов, — в безусловных сложнейших рефлексах (инстинктах) физиологическое соматическое от психического, т. е. от переживаний могучих эмоций голода, полового влечения, гнева и т. д.?» (Павлов, 1951, с. 335). Однако И. П. Павлов понимал, что бесконечное многообразие мира человеческих эмоций не может быть сведено к набору врожденных (даже «сложнейших», даже жизненно важных) безусловных рефлексов. Более того, именно И. П. Павлов открыл тот ключевой механизм, благодаря которому в процесс условнорефлекторной деятельности (поведения) высших животных и человека вовлекается мозговой аппарат, ответственный за формирование и реализацию эмоций. О своем открытии И. П. Павлов впервые сообщил 24 августа 1932 г. на 10-м Международном психологическом конгрессе в Копенгагене. Непосредственным поводом для обращения И. П. Павлова к проблеме эмоций послужили эксперименты Э. А. Асратяна и ряда других сотрудников павловских лабораторий, посвященные явлению системности (термин Э. А. Асратяна) или динамической стереотипии (термин И. П. Павлова) в работе больших полушарий головного мозга.

На основании этих опытов И. П. Павлов пришел к выводу о том, что под влиянием внешнего стереотипа повторяющихся

воздействий в коре больших полушарий формируется устойчивая система внутренних нервных процессов, причем «образование, установка динамического стереотипа есть нервный труд чрезвычайно различной напряженности, смотря, конечно, по сложности системы раздражителей, с одной стороны, и по индивидуальности и состоянию животного, с другой» (Павлов, 1973, с. 429). Не меньший, а иногда еще более напряженный «умственный» (выражение И. П. Павлова) труд представляет перестройка сложившегося стереотипа и замена его новым. По мнению И. П. Павлова, «описанные физиологические процессы в больших полушариях отвечают тому, что мы субъективно в себе обыкновенно называем чувствами в общей форме положительных и отрицательных чувств и в огромном ряде оттенков и вариаций, благодаря или комбинированию их, или различной напряженности. Здесь чувство трудности и легкости, бодрости и усталости, удовлетворения и огорчения, радости, торжества и отчаяния и т. д.» (Павлов, там же, с. 431). Неделю спустя, 2 сентября 1932 г., И. П. Павлов вернулся к этой теме в своем докладе на 14-м Международном физиологическом конгрессе в Риме. «Нужно думать, — говорил И. П. Павлов с трибуны конгресса, — что нервные процессы полушарий при установке и поддержке динамического стереотипа есть то, что обыкновенно называется чувствами в их двух основных категориях — положительной и отрицательной, и в их огромной градации интенсивностей. Процессы установки стереотипа, довершения установки, поддержки стереотипа и нарушений его и есть субъективно разнообразные положительные и отрицательные чувства, что всегда и было видно в двигательных реакциях животного» (Павлов, там же, с. 423).

Эту павловскую идею несовпадения (рассогласования — скажем мы сегодня) затоговленного мозгом внутреннего стереотипа с изменившимся внешним мы не раз встретим в той или иной модификации у ряда авторов, обращавшихся к изучению эмоций. По мнению Хоуджа (Hodge, 1935), эмоции возникают в момент, когда высшие мозговые центры не могут обеспечить адекватный ответ на воспринимаемую ситуацию или когда существуют сомнения, колебания относительно возможности успешного ответа. По Хоуджу, сила эмоциональной реакции, обратно пропорциональная возможности высших центров мозга, — адекватно ответить на данную ситуацию. Эмоции представляют неудачу интеграции на уровне церебральной коры.

Близкие теоретические представления были позднее развиты Хеббом (Hebb, 1946) на примере активации врожденного механизма страха. Согласно Хеббу, этот механизм вовлекается в процесс поведения, когда ситуация оказывается «странной» — частично знакомой, частично — нет — и не вполне понятной. Реакция страха основывается скорее на переживании рассогласования, чем на собственно сенсорном восприятии сложившейся обстановки. Результаты систематических экспериментов с разрушением различных структур, относящихся к так называемой лимбической

системе, позволили Арнольду (Arnold, 1960) утверждать, что эмоции возникают под влиянием активирующих команд из новой коры, где происходит «сплав ожидания с сенсорным представительством оценки ситуации».

Биологическая теория эмоций П. К. Анохина (1964) непосредственно связана с его более общей теорией функциональной системы поведенческого акта. Согласно П. К. Анохину, нервный аппарат отрицательных и положительных эмоций активируется в тот момент, когда обнаруживаются рассогласование или совпадение акцептора действий (афферентной модели ожидаемых результатов) с импульсацией, сигнализирующей о реально достигнутом эффекте. Мы завершим обзор этой линии исследований, органически близких идее И. П. Павлова, сформулированной им в 1932 г., ссылкой на статью Прибрама «Новая биология и неврология эмоций. Структурный подход», появившуюся в 1967 г. уже после того, как была опубликована (Симонов, 1964) и доложена на 18-м Международном психологическом конгрессе в Москве так называемая информационная теория эмоций (Симонов, 1966). Отметив значение экспериментов Хебба (Hebb, 1946) и Линдсли (Lindsley, 1960), показавших, что степень эмоционального напряжения можно количественно определить по его выходу на эффекторные органы, Прибрам заключает: «Изменения вегетативных функций могут быть измерены как информация. . .Таким образом, мы должны признать, что модель активационной теории эмоций 1967 года строится на измерении неопределенности. . . Такую теорию лучше назвать „теорией неопределенности" или „теорией зависимости эмоций от степени неопределенности"» (Pribram, 1967, p. 833). «Эмоции выражают отношения между восприятием и действием. . . Эмоции связаны с информационными процессами и механизмами контроля. . . На базе опыта эмоции возникают всякий раз, как только вероятность подкрепления действий представляется низкой» (Pribram, 1967, p. 836).

Заметим, что стадия прагматической неопределенности имеет место не только при формировании сложной системы условных реакций — динамического стереотипа, но и при формировании одиночного условного рефлекса, который так же представляет *систему*, состоящую из двух или нескольких безусловных (Асратян, 1953, с. 208). Еще в 1924 г. советский психиатр В. П. Осипов проницательно назвал первую стадию образования любого условного рефлекса — стадию генерализации — «эмоциональной», в отличие от более поздней «интеллектуальной, познавательной» стадии хорошо упроченного рефлекса (Осипов, 1924). Эти две стадии, динамику ослабления, а затем и постепенного исчезновения эмоционального напряжения, легко продемонстрировать на примере выработки оборонительного условного рефлекса у человека (Симонов, 1964). Испытуемых просили нажимать на ключ через 20 с после короткого звукового сигнала. Если субъект нажимал на ключ раньше 19 с после подачи сигнала или позднее 21 с, ему наносили на кожу предплечья болевое раздражение электрическим током

порядка 60—90 В. После каждой пробы субъекта информировали о времени его реакции. Степень эмоционального напряжения измеряли по изменению частоты сердцебиений. Одновременно регистрировали кожно-гальванический рефлекс. Нарастание частоты сердцебиений оценивали по суммарной продолжительности первых трех ударов сердца после звукового сигнала и последних трех ударов перед двигательной реакцией. На протяжении первых 10 предъявлений условного сигнала субъект знал, что раздражения током не будет. Затем несколько раз применяли изолированное электрическое раздражение для того чтобы определить интенсивность тока, не менее чем в три раза превышающую болевой порог. Эта интенсивность сохранялась постоянной на протяжении всего эксперимента.

Если сравнить две стадии эксперимента, содержащие одинаковое число проб и одинаковое количество болевых раздражений током, можно убедиться, что суммарное отклонение частоты сердцебиений от исходного фона в этих двух частях эксперимента различно. Следовательно, оно зависит не только от количества наказаний. Опыты показали, что суммарное изменение частоты сердцебиений пропорционально суммарному отклонению времени двигательных реакций от заданной величины, т. е. пропорционально степени совершенства, точности и надежности условного оборонительного рефлекса. Это правило справедливо и для тех случаев, где величина ошибок (но не их количество, не количество болевых раздражений) нарастала вместе с нарастанием частоты сердцебиений и где, следовательно, динамику вегетативных сдвигов нельзя было объяснить привыканием к болевым стимулам по мере их повторения.

Эксперименты на животных также показывают, что мозг прогнозирует вероятность наказания в зависимости от степени совершенства инструментального двигательного рефлекса. Л. А. Преображенская (1969) вырабатывала условный оборонительный рефлекс у собак в ситуации, где подъем передней лапы до определенного уровня и удержание ее на этом уровне в течение 10 с предотвращали болевое раздражение током противоположной задней лапы. Условный звуковой сигнал подавали за 10 с до болевого раздражения. Сочетание звука с болевым раздражением до выработки условного двигательного рефлекса вело к нарастанию амплитуды и процентного содержания тета-ритма в частотном спектре электрической активности дорсального гиппокампа. Количественный анализ обнаружил позитивную корреляцию изменений суммарного напряжения гиппокампального тета-ритма (измеренного по показаниям интегратора) с частотой сердцебиений. Оба симптома заметно ослабевали по мере стабилизации двигательного навыка, надежно избавлявшего животное от боли. Любые затруднения в осуществлении движений вели к повторному нарастанию тета-ритма. Таким образом, опыты Л. А. Преображенской (см. также: Konorski et al., 1968) показали, что интенсивность гиппокампального тета-ритма зависит не от двигательной активности

самой по себе, но от эффективности двигательных актов, от их влияния на вероятность предотвращения болевых раздражений. Вместе с тем на степень эмоционального напряжения оказывает свое влияние и потребностно-мотивационный фактор: в опытах с оборонительными условными рефлексами суммарное напряжение тета-ритма и учащение сердцебиений были выражены значительно сильнее, чем в опытах с пищевыми условными рефлексами.

Заканчивая обзор данных, свидетельствующих об исчезновении эмоционального напряжения по мере выработки адекватной условной реакции, Фресс пишет: «Прежде всего следует подчеркнуть, что не существует эмоциональной ситуации как таковой. Она зависит от отношения между мотивацией и возможностями субъекта» (Fress, 1975, с. 133). Предположение о том, что даже хорошо упроченный инструментальный оборонительный условный рефлекс продолжает мотивироваться страхом, как бы замещающим потребность избегания боли, подвергнуто аргументированной критике Нюттеном: «. . .потребность избегания болезненного стимула продолжает действовать (до тех пор, пока животное не усвоит, что сигнал не предвещает опасности), но поскольку животное не испытывает ни боли от стимула, ни угрозы опасной ситуации, оно не проявляет более эмоциональной реакции страха» (Nutten, 1975, p. 70).

Литература переполнена экспериментальными данными, свидетельствующими о зависимости эмоционального напряжения от величины потребности (мотивации) и прогнозирования вероятности ее удовлетворения. Например, было установлено, что частота пульса у банковских служащих зависит от степени ответственности (счет банкнотов различного достоинства) и количества информации, содержащейся в одной операции. Эмоциональные реакции обезьян закономерно зависят от изменения вероятности пищевого подкрепления. По данным Д. Н. Меницкого и М. М. Хананашвили (1969), наибольшее эмоциональное напряжение у собак (визг, лай, чесание, царапание кормушки) наблюдалось при вероятности подкрепления 1 : 4, а по мере продолжения опыта — при 1 : 2. Значение информационного фактора выступает особенно отчетливо в опытах со спаренными животными, когда оба партнера получают равное количество ударов током, но только один из них может предотвратить наказание соответствующей инструментальной реакцией. Показано, что именно у этого животного постепенно исчезают признаки страха, предотвращается изъязвление слизистой желудка и кишечника. Мотивационный и информационный факторы генеза эмоционального напряжения имеют различный вес у разных животных одного и того же вида. По данным Л. А. Преображенской (1974), максимальное учащение сердечного ритма наблюдалось у одних собак при 30%-ном пищевом подкреплении, а у дргих — при 5%-ном. Следовательно, для собак второй группы суммарный «проигрыш» в удовлетворении пищевой потребности имел большее значение, чем неопределенность экспериментальной ситуации.

Имеются сведения и о том, что две составляющие эмоционального напряжения по-разному сказываются на величине различных вегетативных сдвигов. В опытах с участием человека величина побуждения (размер «платы» за правильное решение) преимущественно влияла на частоту пульса, дыхания и уровень электрического сопротивления кожи, а трудность задачи (количество выборов) — на объемный пульс и кожно-гальванический рефлекс. Преимущественная связь кожно-гальванического рефлекса с информационным фактором обнаружена и в опытах, где кожно-гальванический рефлекс был слабее при ожидании болевого раздражения током с высокой вероятностью, чем при более редких, но трудно прогнозируемых ударах.

ОТРАЖАТЕЛЬНО-ОЦЕНОЧНАЯ ФУНКЦИЯ ЭМОЦИЙ

«Первые понятия, с которых начинается какая-нибудь наука, — писал Н. И. Лобачевский, — должны быть ясны и приведены к самому меньшему числу. Тогда только они могут служить прочным и достаточным основанием учения» (Лобачевский, 1976, с. 39). Суммируя результаты собственных опытов и данные литературы, мы пришли в 1964 г. к выводу о том, что *эмоция есть отражение мозгом человека и животных какой-либо актуальной потребности (ее качества и величины) и вероятности (возможности) ее удовлетворения, которую субъект непроизвольно оценивает на основе генетического и ранее приобретенного индивидуального опыта* (Симонов, 1964, 1981).

В самом общем виде правило возникновения эмоций можно представить в виде структурной формулы:

$$Э = f\,[П,\ (И_н - И_с),\ \ldots],$$

где $Э$ — эмоция, ее степень, качество и знак; $П$ — сила и качество актуальной потребности; $(И_н—И_с)$ — оценка вероятности (возможности) удовлетворения потребности на основе врожденного и онтогенетического опыта; $И_н$ — информация о средствах, прогностически необходимых для удовлетворения потребности; $И_с$ — информация о существующих средствах, которыми реально располагает субъект в данный момент.

Разумеется, эмоция зависит и от ряда других факторов, одни из которых нам хорошо известны, а о существовании других мы, возможно, еще не подозреваем. К числу известных относятся:

— индивидуальные (типологические) особенности субъекта, прежде всего индивидуальные особенности его эмоциональности, мотивационной сферы, волевых качеств и т. п.;

— фактор времени, в зависимости от которого эмоциональная реакция приобретает характер стремительно развивающегося *аффекта* или *настроения*, сохраняющегося часами, днями и неделями;

— качественные особенности потребности. Так, эмоции, возникающие на базе социальных и духовных потребностей, принято именовать *чувствами*. Низкая вероятность избегания нежелатель-

ного воздействия породит у субъекта *тревогу*, а низкая вероятность достижения желаемой цели — *фрустрацию* и т. д., и т. п.

Но все перечисленные и подобные им факторы обусловливают лишь вариации бесконечного многообразия эмоций, в то время как *необходимыми и достаточными* являются два фактора: потребность и вероятность (возможность) ее удовлетворения.

Во избежание недоразумений остановимся на уточнении употребляемых нами понятий. Термин «информация» мы используем, имея в виду ее прагматическое значение, т. е. изменение вероятности достижения цели (удовлетворения потребности) благодаря получению данного сообщения (Харкевич, 1960). Таким образом, речь идет не об информации, актуализирующей потребность (например, о возникшей опасности), но об информации, необходимой для удовлетворения потребности (например, о том, как эту опасность избежать). Под информацией мы понимаем отражение всей совокупности средств достижения цели: знания, которыми располагает субъект; совершенство его навыков; энергетические ресурсы организма; время, достаточное или недостаточное для организации соответствующих действий, и т. п. Спрашивается, стоит ли в таком случае пользоваться термином «информация». Мы полагаем, что стоит и вот почему. Во-первых, мозг, генерирующий эмоции, имеет дело не с самими навыками (куда входит и тренировка периферического исполнительного аппарата), не с самими энергетическими ресурсами организма и т. д., а с афферентацией из внешней и внутренней среды организма, т. е. с информацией об имеющихся средствах. Во-вторых, все многообразие сведений о необходимом для удовлетворения возникшей потребности и реально имеющемся в данный момент у субъекта трансформируется мозгом в единый интегральный показатель — в оценку вероятности достижения цели (удовлетворения потребности). Оценка же вероятности по самой природе своей есть категория *информационная*.

Термин «потребность» мы употребляем в его широком марксовом понимании, отнюдь не сводимом к одному лишь сохранению (выживанию) особи и вида. «Дай человеку то лишь, без чего не может жить он, — ты его сравняешь с животным», — писал Шекспир в «Короле Лире». Но и потребности животных не ограничиваются самосохранением. Нередко потребность квалифицируют как нужду в чем-либо, но подобное определение есть не более, чем игра в синонимы. По нашему мнению, *потребность есть специфическая (сущностная) сила живых организмов, обеспечивающая их связь с внешней средой для самосохранения и саморазвития, источник активности живых систем в окружающем мире.*

В рефлекторную теорию психики и поведения категория потребности была введена И. М. Сеченовым, который писал: «Жизненные потребности родят хотения, и уже эти ведут за собою действия; хотение будет тогда мотивом или целью, а движения — действием или средством достижения цели. . . Без хотения как мотива или импульса движение было бы вообще бессмысленно» (Сеченов, 1952, с. 516). И еще решительнее: «. . .движения, которые мы на-

зываем произвольными, суть в сущности привычные движения, заученные под влиянием жизненных потребностей. Те, на которые спроса (т. е. потребности. — *П. С.*) в жизни нет, возникнуть не могут, хотя бы двигатели (т. е. внешние стимулы. — *П. С.*) были налицо» (там же, с. 598). Итак, присущие организму потребности, а не сами по себе поступившие из внешней среды сигналы решающим образом определяют, на какой из внешних стимулов ответит живой организм и ответит ли он на этот стимул вообще. Именно благодаря потребностям рефлекторая деятельность мозга перестает быть пассивным отражением действительности, но становится отражением активным, предвзятым, заинтересованным, субъективным. Введение категории потребностей позволило И. М. Сеченову отвергнуть «вздорную побасенку о свободе воли» (Ленин В. И. Полн. собр. соч., т. 1, с. 159), поскольку «роль свободной воли целиком переходит на побуждение, пересиливающее все прочие» (Сеченов, 1952, с. 436).

Если потребность как внутренне присущий живой системе атрибут придает поведению изначально активный характер, то врожденные и приобретаемые в процессе онтогенеза связи между потребностями и внешними объектами, способными их удовлетворить (равно как и сигналами-предвестниками этих объектов), делают поведение целенаправленным, приуроченным к конкретным условиям существования. Разъясняя свое представление о «рефлексе цели», И. П. Павлов писал, что под этим обобщенным термином он объединил все многообразие влечений живого организма (голод, жажда, половой рефлекс и т. д.), «так как они тоже направляются к достижению определенной цели того или другого индивидуума или вида» (Павлов, 1970, с. 353). Вместе с тем И. П. Павлов предупреждал, что «идея возможной цели при изучении каждой системы может служить только как пособие, как прием научного воображения ради постановки новых вопросов и всяческого варьирования экспериментов» (Павлов, 1951, с. 187). Это предупреждение великого физиолога вновь и вновь предостерегает от конструирования таких теоретических блок-схем интегративной деятельности мозга, которые невозможно сопоставить с его реальной морфофункциональной организацией, осуществив завещанное И. П. Павловым «наложение динамики на структуру».

Поведение есть специфическая форма движения материи, с которой мы встречаемся в мире живых существ. Употребление этого термина применительно к объектам неживой природы («поведение» машины, химического раствора, микрочастиц и т. п.) представляет не более, чем метафору, образное выражение, базирующееся на аналогии с поведением живых систем.

И. П. Павлов (1973, с. 417) рассматривал поведение как деятельность, обеспечивающую нормальные сложные отношения целого организма к внешнему миру. Поскольку адаптивная перестройка функций внутренних органов в связи с изменившейся внешней средой (например, изменение терморегуляции при повышении или понижении внешней температуры) также есть выраже-

ние отношения организма к внешнему миру, мы предлагаем назвать *поведением только такую форму жизнедеятельности, которая может изменить вероятность и продолжительность контакта с внешним объектом, способным удовлетворить имеющуюся у организма потребность*. Прерывание или предотвращение вредоносного воздействия на организм, удовлетворяя потребность сохранения жизни особи, ее потомства, вида в целом, представляют частный случай сформулированного выше определения.

К понятию «потребность» наиболее тесно примыкает феномен мотивации. Хорошее представление об истории изучения мотивации дает коллекция статей, собранная Расселлом (Russell, 1970). Мотивация представляет второй этап организации целенаправленного поведения по сравнению с актуализацией потребности, ее можно рассматривать как «опредмеченную потребность». Не существует мотивации без потребностей, но вполне возможно встретить потребность, не ставшую мотивацией. Так, человек может испытывать острейшую потребность в витаминах и не быть мотивированным, поскольку он не знает о причине своего состояния. Собака, лишенная коры больших полушарий головного мозга, под влиянием голода (потребности в пище) приходит в состояние сильнейшего двигательного возбуждения. Тем не менее говорить о пищевой мотивации здесь нельзя, поскольку собака не прикасается к пище, лежащей у нее под ногами. Итак, *мотивация есть физиологический механизм активирования хранящихся в памяти следов (энграмм) тех внешних объектов, которые способны удовлетворить имеющуюся у организма потребность, и тех действий, которые способны привести к ее удовлетворению*.

Э. А. Асратян (1974, 1981) представил стройную систему теоретических и экспериментальных аргументов в пользу концепции, рассматривающей физиологические механизмы мотивации как результат взаимодействия сложнейших жизненно важных безусловных рефлексов с прямыми и обратными условными связями. Особое значение для понимания механизмов мотивации имеют обратные условные связи, в том числе их тонический вариант, благодаря которому происходит избирательное повышение возбудимости структур, воспринимающих условный сигнал возможного подкрепления. Рассматривая проблему мотивации поведения в свете рефлекторной теории, Э. А. Асратян подчеркнул: «. . .активация обратных условных связей может иметь своим следствием не только условнорефлекторное воспроизведение рефлекса первого в сочетанной паре раздражителя, но и может ограничиться одним лишь повышением возбудимости центральных структур последнего» (Асратян, 1974, с. 14).

Вернемся к анализу следствий, вытекающих из «формулы эмоций». Низкая вероятность удовлетворения потребности ($И_н$ больше, чем $И_с$) ведет к возникновению отрицательных эмоций. Возрастание вероятности удовлетворения по сравнению с ранее имевшимся прогнозом ($И_с$ больше, чем $И_н$) порождает положительные эмоции. Информационная теория эмоций справедлива не только

для сравнительно сложных поведенческих и психических актов, но и для генеза *любого* эмоционального состояния. Например, положительная эмоция при еде возникает за счет интеграции голодового возбуждения (потребность) с афферентацией из полости рта, свидетельствующей о растущей вероятности удовлетворения данной потребности. При ином состоянии потребности та же афферентация окажется эмоционально безразличной или генерирует чувство отвращения.

До сих пор мы говорили об *отражательной* функции эмоций, которая совпадает с их *оценочной* функцией, поскольку цена в самом общем смысле этого понятия всегда есть функция *двух* факторов: спроса (потребности) и предложения (возможности эту потребность удовлетворить). Но категория ценности и функция оценивания становятся ненужными, если отсутствует необходимость сравнения, обмена, т. е. необходимость сопоставления ценностей. Вот почему функция эмоций не сводится к простому сигнализированию полезных или вредных для организма воздействий, как полагают сторонники биологической теории эмоций. Воспользуемся примером, который приводит П. К. Анохин (1964, с. 342). При повреждении сустава чувство боли ограничивает двигательную активность конечности, способствуя репаративным процессам. В этом интегральном сигнализировании «вредности» П. К. Анохин видел приспособительное значение боли. Однако аналогичную роль мог бы играть механизм, автоматически, без участия эмоций тормозящий движения, вредные для поврежденного органа. Чувство боли оказывается более пластичным механизмом: когда потребность в движении становится очень велика (например, при угрозе самому существованию субъекта), движение осуществляется невзирая на боль. Иными словами, эмоции выступают в роли своеобразной «валюты мозга» — универсальной *меры* ценностей, а не простого эквивалента, функционирующего по принципу: вредно — неприятно, полезно — приятно, как об этом принято писать в десятках повторяющих друг друга статей.

Из существа отражательно-оценочной функции эмоций вытекают их *регуляторные функции*.

ПЕРЕКЛЮЧАЮЩАЯ ФУНКЦИЯ ЭМОЦИЙ

С физиологической точки зрения эмоция есть активное состояние системы специализированных мозговых структур, побуждающее изменить поведение в направлении минимизации или максимизации этого состояния. Поскольку положительная эмоция свидетельствует о приближении момента удовлетворения потребности, а отрицательная эмоция — об удалении от него, субъект стремится максимизировать (усилить, продлить, повторить) первое состояние и минимизировать (ослабить, прервать, предотвратить) второе. Этот гедонистический принцип максимизации—минимизации, равно применимый к человеку и живот-

ным, позволяет преодолеть кажущуюся недоступность эмоций животных для непосредственного экспериментального изучения.

В отличие от клинико-физиологических исследований, в процессе которых врач сохраняет речевой контакт с пациентом, физиолог-экспериментатор может судить об эмоциях животного только по внешним поведенческим проявлениям этих эмоций. И здесь возникает препятствие, обстоятельно проанализированное А. В. Вальдманом: «При оценке ответных реакций животных на электрическую стимуляцию мозга многие экспериментаторы слишком упрощенно оценивают и по-своему трактуют сущность поведенческой реакции животного. Большинство исходит из того, что эмоция — это форма поведения. Если животное пятится, убегает — значит это реакция страха, если нападает, атакует — это реакция ярости» (Вальдман, 1972, с. 13). Однако много раз было показано, что и в естественных условиях, и под влиянием раздражения мозга электрическим током можно наблюдать вполне целенаправленную «холодную» атаку без объективных признаков ярости, совершенную по точности реакцию избегания опасности без симптоматики страха, ритуальные «предостережения» противника (взъерошенная шерсть, оскаленные зубы, выпущенные когти) без подлинного гнева.

Базируясь на результатах своих систематических исследований, В. А. Вальдман предлагает различать: 1) эмоциональные реакции — характерные для той или иной эмоции комплексы моторно-вегетативных проявлений, лишенные целенаправленности («псевдоаффекты», по терминологии старых авторов); 2) эмоциональное поведение — целенаправленные поведенческие акты с экспрессивными признаками эмоций; 3) эмоциональные состояния, которые выявляются только при наличии в окружающей среде соответствующих тест-объектов (экспериментатор, другое животное, сигнал опасности и т. д.).

По нашему мнению, экспериментатор имеет минимум три возможности объективного суждения об эмоциональном состоянии экспериментального животного. Первый из таких показателей, и о нем мы уже говорили, — наличие или отсутствие вегетативных сдвигов и характерных изменений биоэлектрической активности мозга при условии, что физическая нагрузка на животное, связанная с осуществлением двигательного акта, остается постоянной или уменьшается в процессе совершенствования приспособительных действий. Если животное (в равной мере — и человек) выполняет тот же самый двигательный навык, а вегетативные и электрофизиологические сдвиги, наблюдавшиеся на ранних этапах обучения, становятся все слабее, у нас имеются веские основания говорить о постепенном уменьшении степени эмоционального напряжения, ибо в настоящее время невозможно предложить какое-либо иное объяснение этому феномену. Вторым объективным индикатором эмоционального состояния животного может служить реакция другой особи того же вида на сигналы эмоциональной экспрессии партнера — феномен своеобразного эмоционального резонанса.

В отличие от наблюдателя-человека животное способно распознать такие тонкие нюансы эмоциональной экспрессии партнера, которые ускользают от экспериментатора.

Но решающим критерием наличия у животного *эмоции*, а не какого-либо иного феномена ВНД, являются по-нашему глубокому убеждению *отношение самого животного к своему состоянию*. Именно прямое раздражение мозга электрическим током, как никакой иной методический прием, позволяет выявить положительное эмоциональное состояние, которое животное стремится максимизировать, т. е. усилить, продлить, повторить, или отрицательное эмоциональное состояние, которое животное стремится минимизировать, т. е. ослабить, прервать, предотвратить. Подчеркнем, что эмоцию у животного следует идентифицировать не по характеру внешнего фактора (пища может вызвать отвращение у сытого субъекта, а разрушительный наркотик — удовольствие), но по деятельному, выявляющемуся в поведении отношению к своему состоянию. Именно этот поведенческий критерий, а не экспрессия в виде оскала зубов, виляния хвостом, вокализации и т. п. служит для экспериментатора решающим указанием на отсутствие или наличие эмоционального состояния, на его положительную или отрицательную окраску.

Переключающая функция эмоций обнаруживается как в сфере врожденных форм поведения, так и при осуществлении условнорефлекторной деятельности, включая ее наиболее сложные проявления. Надо лишь помнить, что оценка вероятности удовлетворения потребности может происходить у человека не только на осознаваемом, но и на неосознаваемом уровне. Ярким примером неосознаваемого прогнозирования служит интуиция, где оценка приближения к цели или удаления от нее первоначально реализуется в виде эмоционального «предчувствия решения», побуждающего к логическому анализу ситуации, породившей эту эмоцию (Тихомиров, 1969).

Переключающая функция эмоций особенно ярко обнаруживается в процессе конкуренции мотивов, при выделении доминирующей потребности, которая становится вектором целенаправленного поведения. Так, в боевой обстановке борьба между естественным для человека инстинктом самосохранения и социальной потребностью следовать определенной этической норме переживается субъектом в форме борьбы между страхом и чувством долга, между страхом и стыдом. Зависимость эмоций не только от величины потребности, но и от вероятности ее удовлетворения чрезвычайно усложняет конкуренцию сосуществующих мотивов, в результате чего поведение нередко оказывается переориентированным на менее важную, но легко достижимую цель: «синица в руках» побеждает «журавля в небе». Постоянная угроза такой переориентации потребовала от эволюции формирования специального мозгового аппарата, способного купировать эту «ахиллесову пяту» эмоций в виде «рефлекса свободы» (потребности преодоления встретившихся препятствий), открытого И. П. Пав-

ловым. На уровне ВНД человека «рефлекс свободы» предстает перед нами в качестве физиологических механизмов воли.

Своеобразной разновидностью переключающей функции эмоций является их подкрепляющая функция.

ПОДКРЕПЛЯЮЩАЯ ФУНКЦИЯ ЭМОЦИЙ

Феномен подкрепления занимает центральное положение в системе понятий науки о ВНД, поскольку именно от факта подкрепления зависят образование, существование, угашение и особенности любого условного рефлекса.

Необходимость вовлечения мозговых механизмов эмоций в процесс выработки условного рефлекса становится особенно демонстративной в случае инструментальных условных рефлексов, где подкрепление зависит от реакции субъекта на условный сигнал. Всесторонне проанализировав природу выработки инструментальных рефлексов, Вырвицка (Wyrwicka, 1975) пришла к выводу о том, что непосредственным подкреплением в этом случае является не удовлетворение какой-либо потребности, но получение желательных (приятных, эмоционально положительных) или устранение нежелательных (неприятных) стимулов. В зависимости от их интенсивности, функционального состояния организма и характеристик внешней среды приятными могут оказаться самые разнообразные «индифферентные» раздражители — световые, звуковые, тактильные, проприоцептивные, запаховые и т. п. С другой стороны, животные нередко отказываются от жизненно необходимых инградиентов пищи, если она невкусная. У крыс не удалось выработать инструментальный условный рефлекс при введении пищи через канюлю в желудок (т. е. минуя вкусовые рецепторы), хотя такой рефлекс вырабатывается при введении в желудок морфина, который очень быстро вызывает у животного положительное эмоциональное состояние. Тот же морфин благодаря его горькому вкусу перестает быть подкреплением, если его вводить через рот (Cytawa, Trojiniar, 1976). В другой серии опытов авторы вырабатывали инструментальный пищевой условный рефлекс у крыс, а после его упрочения заменяли натуральную пищу введением питательного раствора в желудок через носоглоточную канюлю. Рефлекс нажатия на рычаг при этом угасал, но сохранялся, если в желудок вводили 0.05%-ный раствор морфина (Trojiniar, Cytawa, 1976).

Мы полагаем, что результаты этих опытов хорошо согласуются с данными Т. Н. Ониани (1975), который использовал прямое электрическое раздражение лимбических структур мозга в качестве подкрепления для выработки условного рефлекса. При сочетании внешнего стимула с раздражением структур мозга, вызывавшем у сытой кошки еду, питье, агрессию, ярость и страх, после 5—50 сочетаний удалось выработать только условную реакцию избегания, сопровождающуюся страхом. Условных ре-

флексов еды и питья получить не удалось. Условнорефлекторный голод не удается получить и в натуральных условиях: обстановочные сигналы ситуации, в которой крыс заставляли голодать, вызывают у них не пищевое поведение, а страх и условную реакцию избегания. Аналогичная реакция наблюдалась в опытах Т. Н. Ониани при подкреплении условного раздражителя стимуляцией так называемых центров агрессии.

После 110 сочетаний звука и света с раздражением питьевой зоны гипоталамуса у коз условный сигнал не ведет к питьевому поведению, хотя подкрепляющая стимуляция сейчас не вызывает питье (Milner, 1973). С другой стороны, Фонберг (Fonberg, 1967) удалось выработать инструментальный условный рефлекс у собак, подкрепляя его стимуляцией, которая побуждала есть сытое животное. Автор полагает, что в этих опытах электрический ток активировал не структуры голода, а энграммы признаков вкусной пищи, что и заставляло собак продолжать еду, несмотря на состояние насыщения.

По мнению Т. Н. Ониани (1975), подкреплением может быть раздражение только тех структур мозга, которые в естественных условиях активируются внешними факторами (страх), а не интероцептивными импульсами (голод, жажда). Возможность выработки условных рефлексов избегания, подкрепляемых стимуляцией центров агрессии, Т. Н. Ониани объясняет тем обстоятельством, что формирование натуральных состояний агрессии имеет эндогенный компонент (гормональный при брачных боях, голодовой и т. п.).

С нашей точки зрения, результаты этих опытов еще раз свидетельствуют о решающей роли эмоций при выработке условных рефлексов. Страх имеет выраженную аверсивность для животного и активно минимизируется им путем реакции избегания. Раздражение пищевых и питьевых систем мозга у накормленных и не испытывающих жажды животных вызывает стереотипные акты еды и питья без вовлечения нервных механизмов эмоций, что исключает выработку условных рефлексов. Стимуляция центров агрессии генерирует при данной локализации электродов и параметрах тока эмоционально отрицательное состояние, которое так же, как и в случае с эмоцией страха, ведет к минимизирующей реакции избегания. Если агрессивное поведение кошек сопровождается вовлечением эмоционально позитивных структур, то на базе их раздражения можно часто выработать условную реакцию самостимуляции, как это было показано Э. Э. Звартау и Н. А. Паткиной (1973), А. В. Вальдманом и соавторами (1976). Эмоционально положительную окраску агрессивного поведения можно обнаружить и в натуральных условиях. Например, у мышей хорошо вырабатывается инструментальный условный рефлекс нажатия на рычаг, если это действие подкрепляется появлением в клетке другой мыши, немедленно атакуемой «исполнителем».

Роль эмоций в замыкании условного рефлекса мы попытались схематически изобразить на рис. 105.

Под влиянием побуждающего безусловного стимула (например, голодового возбуждения) специфическая пищедобывательная реакция приобретает доминантный характер: ее может вызвать самый широкий круг внешних раздражителей. Но только тот из них, чье действие один или несколько раз совпадает с приходом афферентации от подкрепляющего безусловного стимула (в нашем примере — пищи), становится условным сигналом.

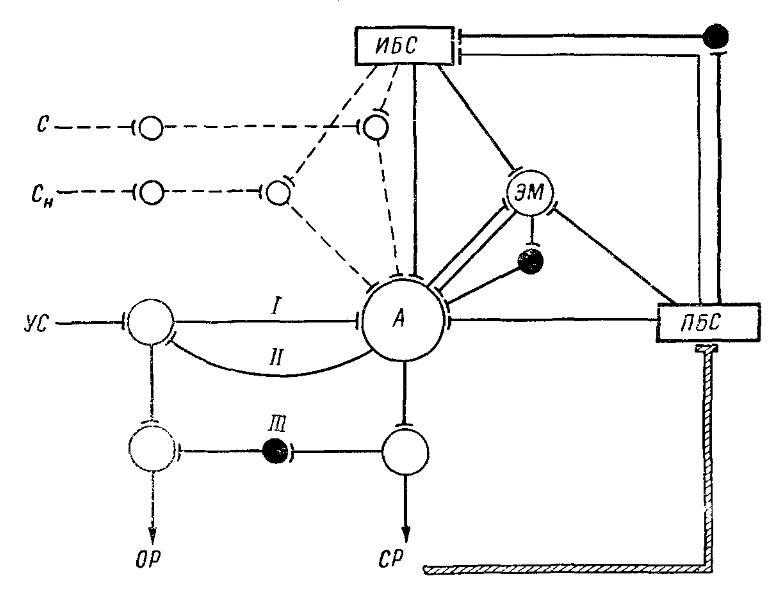


Рис. 105. Схема взаимодействия доминанты (*прерывистые линии*) и условного рефлекса (*сплошные линии*).

I — прямая условная связь; *II* — обратная активирующая условная связь; *III* — обратная тормозящая связь. *Черные кружки* — тормозные элементы. *Тонкая линия* — побуждающее влияние подкрепляющего стимула, *заштрихованная* — инструментальный условный рефлекс. *С*—*Сн* — индифферентные стимулы; *УС* — условный стимул; *ИБС* — инициирующий безусловный стимул; *ПБС* — подкрепляющий безусловный стимул; *А* — афферентные элементы рефлексов; *Э* — эфферентные элементы рефлексов; *ОР* — ориентировочная реакция; *СР* — специфическая реакция; *ЭМ* — эмоция.

Именно здесь вовлекаются нервные механизмы эмоций, сопоставляющие эту афферентацию с уровнем пищевой возбудимости. Ни афферентация из полости рта, ни голодовое возбуждение сами по себе не могут играть роль подкрепления, обеспечивающего формирование инструментального условного рефлекса. Только интеграция голодового возбуждения с возбуждением от фактора, способного удовлетворить данную потребность, т. е. механизм, генерирующий положительную эмоцию, обеспечивает выработку условного рефлекса. При ином соотношении конвергирующих возбуждений, например при поступлении пищи в рот перекормленного животного, активация механизмов отрицательной эмоции приведет к оборонительной реакции избегания. После образования условного рефлекса начинает функционировать система

обратных условных связей. При этом активирующая обратная связь избирательно повышает чувствительность структур, воспринимающих условный сигнал, в то время как тормозная устраняет эффекторные проявления «собственной» безусловной реакции на раздражитель, превратившийся в условный. Подкрепляющая афферентация тормозит влияние побуждающей (феномен «сенсорного насыщения»), хотя на ранних этапах удовлетворения соответствующей потребности она может усилить побуждение по принципу «аппетит во время еды». Наконец, зависимость подкрепления от реакций субъекта превращает классический условный рефлекс в его инструментальную разновидность.

На популяционном уровне роль побуждающих и подкрепляющих факторов могут играть сигналы эмоционального состояния другой особи того же вида. На базе механизмов эмоционального резонанса в процессе биологической, а позднее — социально-исторической эволюции сформировалась поразительная способность человека к *сопереживанию*, к постижению субъективного мира другого существа путем его переноса на свой собственный внутренний мир. Тем самым оказалось возможным познание тех сторон действительности, которые в принципе недоступны дискурсивному мышлению, опирающемуся на систему вербализуемых понятий.

Участие нервных механизмов эмоций в процессе выработки любого инструментального рефлекса делает весьма относительным выделение феномена так называемой эмоциональной памяти. По-видимому, мы можем говорить только о большей или меньшей силе эмоциональной реакции на подкрепляющий стимул, как это имеет место при выработке условного рефлекса после одного сочетания или при выработке условной пищевой аверсии, когда подкрепление (отравление животного) происходит через несколько часов после восприятия условного сигнала. Что касается эмоций в момент воспроизведения условных связей, то они зависят от степени актуальности той потребности, на базе которой возникает данная эмоциональная реакция. Экспериментально показано, что дети 8 лет через 10 дней после первого опыта лучше воспроизводили тот словесный материал, который соответствовал мотиву, доминирующему в их личностной иерархии, будь то враждебность, лидерство, любознательность, привязанность и т. д.

Об эмоциональной памяти в «чистом виде» мы, по-видимому, вправе говорить только в тех особых случаях, когда ни внешний стимул, спровоцировавший воспоминание, ни извлеченная из памяти энграмма не получают отражения в сознании, и возникшая эмоциональная реакция кажется субъекту беспричинной (Костандов, 1983).

Экспериментально установленная роль эмоций в процессе выработки классических и особенно — инструментальных условных рефлексов позволяет утверждать, что без учета и дальнейшей разработки нейрофизиологии эмоций мы вряд ли решим центральную проблему науки о ВНД: вопрос о механизмах замыкания условных связей.

КОМПЕНСАТОРНАЯ (ЗАМЕЩАЮЩАЯ) ФУНКЦИЯ ЭМОЦИЙ

Будучи активным состоянием системы специализированных мозговых структур, эмоции оказывают влияние на другие церебральные системы, регулирующие поведение, процессы восприятия внешних сигналов и извлечения энграмм этих сигналов из памяти, вегетативные функции организма. Именно в последнем случае особенно наглядно обнаруживается компенсаторное значение эмоций.

Дело в том, что при возникновении эмоционального напряжения объем вегетативных сдвигов (учащение сердцебиений, подъем кровяного давления, выброс в кровяное русло гормонов и т. д.), как правило, превышает реальные нужды организма. По-видимому, процесс естественного отбора закрепил целесообразность этой избыточной мобилизации ресурсов. В ситуации прагматической неопределенности (а именно она так характерна для возникновения эмоций), когда неизвестно, сколько и чего потребуется в ближайшие минуты, лучше пойти на излишне энергетические траты, чем в разгар напряженной деятельности — борьбы или бегства — остаться без достаточного обеспечения кислородом и метаболическим «сырьем».

Но компенсаторная функция эмоций отнюдь не ограничивается гипермобилизацией вегетатики. Возникновение эмоционального напряжения сопровождается переходом к иным, чем в спокойном состоянии, формам поведения, принципам оценки внешних сигналов и реагирования иа них. Физиологически суть этого перехода можно определить как возврат от тонко специализированных условных реакций к реагированию по принципу доминанты А. А. Ухтомского. В. П. Осипов (1925) не случайно назвал эмоциональной именно первую стадию выработки условного рефлекса — стадию генерализации.

Р. А. Павлыгина (1973, 1982) подробно проанализировала черты сходства между доминантой и условным рефлексом на стадии генерализации, их поведенческие, электрофизиологические (пространственная синхронизация ЭЭГ, вызванные потенциалы, полисенсорная активность нейронов, сдвиг уровня постоянного потенциала) и микроструктурные характеристики. Наиболее важная черта доминанты заключается в способности отвечать одной и той же реакцией на самый широкий круг внешних стимулов, в том числе — на раздражители, впервые встретившиеся в жизни субъекта. Интересно, что онтогенез как бы повторяет динамику перехода от доминанты к условному рефлексу. Только что вылупившиеся цыплята начинают клевать любые контрастирующие с фоном предметы, соразмеримые с величиной их клюва. Постепенно они обучаются клевать только те, которые могут служить кормом (Hinde, 1975).

Обсуждая процесс генерализации на первой стадии выработки пищевого условного рефлекса, где в качестве сигнала был исполь-

зован тон, И. П. Павлов разъяснял: «Когда связь с этими другими тонами действительно не оправдывается, тогда присоединяется процесс торможения. Таким образом, реальная связь ваша становится все точнее и точнее. Таковым является и процесс научной мысли. Все навыки научной мысли заключаются в том, чтобы, во-первых, получить более постоянную и более точную связь, а во-вторых, откинуть потом связи случайные» (Павлов, 1973, с. 588). Согласно А. А. Ухтомскому, к доминанте «пристает все нужное и ненужное, из чего потом делается подбор того, чем обогащается опыт» (Ухтомский, 1950, с. 28).

Невозможно согласиться с Поппером (Popper, Eccles, 1977) в том, что механизм формирования гипотез и их последующей проверки (селекции) должен быть противопоставлен теории условных рефлексов и даже заменить ее. Дело в том, что эти два механизма не только сосуществуют и взаимно дополняют друг друга, но и образуют множество смешанных форм, как это наблюдается при переходе доминанты А. А. Ухтомского в условный рефлекс И. П. Павлова и обратно.

Эти переходы подчиняются универсальному для головного мозга «закону обратных отношений между рефлексами», сформулированному А. А. Ухтомским (1966, с. 246). В наиболее сложных и высших своих проявлениях этот универсальный закон обнаруживается в том, что «между доминантой (внутренним состоянием) и данным рецептивным содержанием (комплексом раздражителей) устанавливается прочная («адекватная») связь, так что каждый из контрагентов (внутреннее состояние и внешний образ) будут вызывать и подкреплять исключительно друг друга» (Ухтомский, 1950, с. 169).

Двусторонние условные связи исходно неравноценны. Поскольку в каждый момент времени на живое существо действует значительное количество внешних раздражителей, реакции на них решающим образом зависят от наличного «внутреннего состояния» субъекта, определяемого актуальной потребностью. «Всякий раз, — пишет А. А. Ухтомский, — как имеется симптомокомплекс доминанты, имеется предопределенный ею вектор поведения» (Ухтомский, 1950, с. 300). Подобную зависимость мы назвали «принципом радара», понимая под ним избирательную готовность мозга к ответу на определенный стимул при его появлении в среде, активный поиск этого стимула.

С нашей точки зрения, два открытия двух отечественных ученых — доминанта А. А. Ухтомского и условный рефлекс И. П. Павлова — не просто близки, родственны друг другу, но *дополняют* друг друга в одном из наиболее важных пунктов развития науки о деятельности мозга. Доминанта объясняет активную и творческую природу этой деятельности, условный рефлекс — тонкость, совершенство и адекватность отражения окружающей среды. В индивидуальной высшей нервной (психической) деятельности доминанта и условный рефлекс занимают

место, подобное изменчивости и отбору в эволюции мира живых существ.

Если процесс упрочения условного рефлекса сопровождается уменьшением эмоционального напряжения и одновременно переходом от доминантного (генерализованного) реагирования к строго избирательным реакциям на условный сигнал, то возникновение эмоций ведет ко вторичной генерализации. «Чем сильнее становится потребность, — пишет Нюттен (Nutten, 1975, с. 89), — тем менее специфичен объект, вызывающий соответствующую реакцию». При этом усиление потребности скорее повышает реактивность к внешним стимулам, чем просто усиливает двигательное беспокойство. В информационно обедненной среде двигательная активность голодных крыс возрастала всего на 10 %, в то время как в обычных условиях она увеличивалась в четыре раза. Нарастание эмоционального напряжения, с одной стороны, расширяет диапазон извлекаемых из памяти энграмм, а с другой стороны, снижает критерии «принятия решения» при сопоставлении этих энграмм с наличными стимулами. Так, голодный человек начинает воспринимать неопределенные стимулы в качестве ассоциирующихся с пищей. Экспериментально показано, что тип ответа на нейтральный слайд в ряду эмоциональных (изменение частоты сердцебиений и плетизмограммы головы) зависит от степени тревожности субъекта. Чем сильнее тревога, тем чаще субъект отвечает на нейтральный слайд, как на аверсивный. Физиологической основой подобного реагирования мы считаем активирование и усиление функционального значения обратных условных связей. В опытах на собаках оборонительное возбуждение животного ведет к нарастанию межсигнальных реакций и объективных проявлений обратных связей в системе двигательных оборонительных условных рефлексов (Иоффе, Самойлов, 1972).

Совершенно очевидно, что предположительное доминантное реагирование целесообразно только в условиях прагматической неопределенности. При устранении этой неопределенности субъект может превратиться в «пуганую ворону, которая и куста боится» Вот почему эволюция сформировала механизм зависимости эмоционального напряжения и характерного для него типа реагирования от размеров дефицита прагматической информации, механизм элиминирования отрицательных эмоций по мере ликвидации информационного дефицита. Подчеркнем, что эмоция сама по себе не несет информации об окружающем мире, недостающая информация пополняется путем поискового поведения, совершенствования навыков, мобилизации хранящихся в памяти энграмм. Компенсаторное значение эмоций заключается в их *замещающей* роли.

Что касается положительных эмоций, то их компенсаторная функция реализуется через влияние на потребность, инициирующую поведение. В трудной ситуации с низкой вероятностью достижения цели даже небольшой успех (возрастание вероятности) порождает положительную эмоцию воодушевления, которая уси-

ливает потребность достижения цели согласно правилу $П = Э_i(И_п - И_с)$, вытекающему из «формулы эмоций».

В иных ситуациях положительные эмоции побуждают живые существа нарушать достигнутое «уравновешивание с окружающей средой». Стремясь к повторному переживанию положительных эмоций, живые системы вынуждены активно искать неудовлетворенные потребности и ситуацию неопределенности, где полученная информация могла бы превысить ранее имевшийся прогноз. Тем самым положительные эмоции компенсируют недостаток неудовлетворенных потребностей и прагматической неопределенности, способных привести к застою, к деградации, к остановке процесса самодвижения и саморазвития. Положительные эмоции позволяют дифференцировать потребности на две основные категории: потребности сохранения (нужды) и потребности развития (роста), которым в физиологии соответствуют представления о побуждении и желании, о двух разновидностях мотиваций — отрицательных и положительных (аппетит).

Подражательное поведение как пример компенсаторной функции эмоций на популяционном уровне. Переход к имитационному поведению чрезвычайно характерен для эмоционально возбужденного мозга. В сущности это — частный случай доминантного реагирования на сигналы с малой (проблематичной) вероятностью их подкрепления, в данном случае — на сигналы, исходящие от других особей. Когда субъект не располагает данными или временем для самостоятельного и вполне обоснованного решения, ему остается положиться на пример других членов сообщества. Поскольку целесообразность приспособительных реакций относительна, имитационное поведение далеко не всегда является оптимальным. Показано, что мотивация следования за лидером при выборе дверцы в лабиринте у крыс сильнее, чем их собственный опыт. Крысы без лидера выбирают правильную дверь в 66 % случаев. Крысы, следующие за лидером, обученным выбирать противоположную дверь, делают правильный выбор только в 40 % (Konopasky, Telegdy, 1977). В условиях массовой паники подражательное поведение может обернуться подлинной катастрофой. И все же в процессе длительной эволюции такое поведение, по-видимому, оказалось статистически выгодным и было закреплено естественным отбором.

Таков самый краткий обзор регуляторных — переключающих, подкрепляющих, компенсаторных — функций эмоций на индивидуальном и популяционном уровнях. Мы стремились показать, что регуляторные функции эмоций непосредственно вытекают из их отражательно-оценочной функции, обусловлены ею. В отличие от концепций, оперирующих категориями отношения, значимости, смысла и т. п., информационная теория эмоций точно и однозначно определяет ту объективно существующую реальность, тот «эталон», который получает субъективное *отражение* в эмоциях человека и высших животных: потребность и вероятность (возможность) ее удовлетворения. Именно эти два фактора

делают события значимыми для субъекта, придают им личностный смысл и побуждают субъекта не только переживать, но и выражать, действенно реализовать свое отношение к окружающему миру и к самому себе.

НЕЙРОАНАТОМИЯ ЭМОЦИЙ

Для обнаружения и анализа мозговых структур, непосредственно ответственных за возникновение и реализацию эмоциональных реакций, огромное значение имела методика прямой стимуляции мозга электрическим током через заранее вживленные электроды (Hess, 1968). Успехи стереотаксической нейрохирургии обусловили допустимость применения этой методики у человека в диагностических и лечебных целях, что открыло возможность сопоставления эффектов стимуляции с речевым отчетом пациентов о своем эмоциональном состоянии (Сэм-Джэкобсон, Гис, Дельгадо, Н. П. Бехтерева, В. М. Смирнов и др.).

Наиболее полную сводку данных, полученных с помощью лечебно-диагностических стимуляций, привел в своей монографии В. М. Смирнов (1976). Суммируя результаты собственных наблюдений и сведения, почерпнутые в литературе, В. М. Смирнов отмечает, что при раздражении ядер миндалины пациент сообщает о возникновении состояний страха, гнева, ярости, изредка — удовольствия. Стимуляция перегородки, напротив, как правило, сопровождается переживанием эйфории, наслаждения, полового возбуждения, общего подъема настроения. При раздражении переднего и заднего отделов гипоталамуса наблюдаются реакции тревоги и ярости, а при стимуляции структур среднего мозга — широкий спектр эмоций от гнева и напряжения до полового возбуждения с выраженной положительной окраской. В отличие от перечисленных мозговых образований стимуляция гиппокампа не сопровождается ни страхом, ни яростью, ни удовольствием. Зарегистрированы только спутанность сознания, временная потеря контакта с врачом и эпизодически — страх в виде вторичной эмоциональной реакции субъекта на расстройство восприятия окружающего мира. При раздражении мезэнцефального отдела ствола и неспецифического таламуса возникают состояния повышенной активации или инактивации. Активационные состояния имеют положительную эмоциональную окраску, реже активно-отрицательную (гнев, злоба, но не тоска и печаль). Инактивационные состояния характеризуются успокоением и безразличием. Возникающие при этих двух функциональных состояниях ощущения необычайной «легкости тела» или его «тяжести» не удалось непосредственно связать с изменениями мышечного тонуса или вестибулярных функций. Помимо перечисленных выше эмоциональных состояний пациенты В. М. Смирнова сообщали о кратковременных реакциях, возникавших в момент электрического раздражения. К ним относятся: чувство растерянности,

недоумения (мезэнцефальные отделы ствола, субталамус, ретикулярное таламическое ядро); страх, причина которого субъекту неясна или связана с эмоциональной реакцией на соматические сдвиги (лимбикоретикулярная система); удовольствие в виде приятных, не всегда точно квалифицируемых ощущений; немотивированная радость, возникающая при стимуляции срединного центра таламуса, бледного шара, мезэнцефального отдела ствола.

Сегодня уже невозможно найти исследователя, который представлял бы себе нервные «центры» эмоций в виде ограниченного участка нервной ткани. Каждый, кто пытался рассмотреть организацию церебрального субстрата эмоций, непременно говорит о системе, о широко разветвленной констелляции нервных образований, представленных на различных уровнях головного мозга высших животных и человека (Isaacson, 1974).

Нейрофизиологии эмоций особенно близко то понимание доминантного очага, как «функционального органа», как системы, которое мы связываем с именем А. А. Ухтомского. «Доминантный очаг, — пишет В. С. Русинов (1967, с. 200), — это констелляция А. А. Ухтомского, образующаяся как система в ходе текущей деятельности организма на всех этажах центральной нервной системы в разных ее местах, но с первичным очагом в одном из отделов и с переменным значением функций отдельных компонентов системы». А. А. Ухтомский специально подчеркнул, что фактором, определяющим временну́ю целостность «функционального органа», является достижение определенного приспособительного результата. Он писал: «С именем „органа“ мы привыкли связывать представление о морфологически сложившемся, статически постоянном образовании. Это совершенно не обязательно. Органом может быть всякое временное сочетание сил, *способное осуществить определенное достижение*» (Ухтомский, 1950, с. 279. Разрядка наша. — *П. С.*). Идею результата как системообразующего фактора в дальнейшем энергично разрабатывал П. К. Анохин.

Однако системный подход продуктивен только в том случае, если мы более или менее определенно указываем на конкретные элементы, из которых состоит данная система, на функциональное значение каждого из этих элементов и на правила взаимодействия элементов друг с другом при функционировании системы в целом. Причем под «элементами» мы подразумеваем не гипотетические «блоки» логических схем, а реальные мозговые образования, ту приуроченность динамики к структуре, которую И. П. Павлов считал фундаментальным принципом своей материалистической теории. К сожалению, именно последнее требование оказалось критическим моментом для нейрофизиологического обоснования целого ряда очень красивых и логически стройных концепций. Иными словами, любая концепция, претендующая на объяснение принципов организации поведения, должна быть сопоставима с анатомическим строением мозга, поскольку и поведение и мозг формировались в русле единого эволюционного процесса.

Что касается разделов учебников и руководств, посвященных описанию морфологического субстрата потребностей и эмоций, то они, как правило, состоят из простого перечисления эффектов, наблюдающихся при повреждении или электрической стимуляции передних отделов новой коры, гиппокампа, миндалины и гипоталамуса без указания на принципиальные особенности функций каждого из перечисленных образований, на специфику их «вклада» в организацию поведения. Мы полагаем, что причиной подобного положения вещей является отсутствие такой общей концепции интегративной деятельности мозга, которая могла бы быть приурочена к его анатомическому строению (Воронин, 1977).

Наш собственный подход к проблеме, о которой идет речь, определила информационная теория эмоций, согласно которой потребности, действия и эмоции не только представляют самостоятельные, не отождествляемые друг с другом феномены высшей нервной (психической) деятельности, но и должны иметь собственный морфофизиологический субстрат. Подобная точка зрения подтверждается результатами многих экспериментов.

Раздражение мозга кошки в зоне от заднего ядра до супраоптического в латеральной части гипоталамуса ниже нитевидного ядра провоцирует нападение на крысу без внешних проявлений ярости («холодная атака»). Нападение с яростью наблюдается при смещении электрода в медиальном направлении. Ярость без нападения — при стимуляции свода в точке, лежащей выше нитевидного ядра.

При одной и той же локализации электродов в латеральном гипоталамусе крыс порог активизации мотивационных структур, о котором судили по влиянию на процессы еды, питья, копуляции, оказался значительно ниже порога эмоционального позитивного подкрепления при самостимуляции (Huston, 1971, 1972). Раздражение латерального гипоталамуса длинными пачками стимулов приводило к большему потреблению молока, чем раздражение короткими пачками, однако крысы предпочитали последний тип раздражения. Следовательно, мотивационные и подкрепляющие (эмоционально положительные) системы разделены в мозге, хотя при самостимуляции наблюдается их одновременное возбуждение. Фармакологический анализ также свидетельствует о различных механизмах потребностей и эмоций. Введение дисульфирама, резко снижающее уровень норадреналина в мозге крыс, устраняет мотивационные эффекты стимуляции (еда, питье, грызение), повышая частоту самораздражений и снижая порог самостимуляции (Михайлова и др., 1979). По данным С. А. Борисенко (1977), фенамин и кокаин облегчают самораздражение гипоталамуса и перегородки, одновременно подавляя пищевые и питьевые реакции животного.

До сих пор, говоря об анатомическом субстрате потребностей, мы имели в виду актуализацию натуральных потребностей животного в пище, воде и т. п. Что касается феномена самораздражения, то механизм, побуждающий животное вновь и вновь нажимать

на педаль, связан, по-видимому, не с голодом, жаждой и т. д., а со следовым возбуждением структур эмоционально положительного подкрепления, активированных в момент действия тока. Непродолжительность этого следового возбуждения объясняет и сравнительную легкость угашения реакций при их неподкреплении, и необходимость «затравочных» стимуляций у животных, обученных нажимать на педаль. Еще в первых своих работах Олдс (Olds, 1973) сравнивал феноменологию самораздражения не с голодом, а со стремлением к вкусной пище. Крысы могут стимулировать структуры голода и жажды, но только при наличии пищи и воды в экспериментальной обстановке, когда высокая вероятность удовлетворения натуральных потребностей гарантирует возникновение положительных эмоций в процессе еды и питья. Цитава (Cytawa, 1979) обоснованно предлагает различать систему «побуждения» типа голода, жажды, боли и систему «желания» как стремления к повторной активизации структур положительных эмоций. Активность системы «желания» не тождественна механизму самого эмоционально положительного возбуждения («удовольствия»), возникающего в момент подкрепления. По мнению автора, в системе «желания» преобладают дофаминергические структуры, а в системе «удовольствия» — норадренергические. Таким образом, в системе, реализующей феномен самораздражения, присутствуют мотивирующие и подкрепляющие компоненты. Первый из них имеет норадренергическую природу, во втором участвуют опиоидные пептиды. Вот почему частоту самостимуляций можно снизить введением ингибитора синтеза норадреналина или налоксоном. Что касается прерывания стимуляции, то в зависимости от локализации электрода и параметров тока оно может быть обусловлено как привыканием к действию тока, так и вовлечением механизмов отрицательных эмоций (Звартау, Паткина, 1974; Григорьян, 1978). По мнению Стайна (Stein, 1971), система «наказания» состоит из холинергических и серотонинергических элементов.

Вся совокупность имеющихся к настоящему времени фактов позволяет предположить, что норадренергическая система связана преимущественно с мотивационными компонентами эмоций, безотносительно к тому, с какой эмоцией мы имеем дело — положительной или отрицательной. Подкрепляющая функция эмоций реализуется серотонинергической и дофаминергической (Matthies, 1982) системами, причем в механизмы положительных эмоций вовлекаются эндогенные опиаты. Так, лей-энкефалин облегчает реакцию самораздражения и угнетает реакцию избегания при стимуляции центрального серого вещества. Предполагают, что лей-энкефалин действует через выделение эндорфинов, модулируя состояние серотонинергической системы. Холинергическая система обеспечивает информационные процессы. Показано, что холинолитики влияют на пищедобывательные действия животного, на преодоление препятствий, на выбор пищи (информационные компоненты), но само состояние голода сохраняется. Холиноли-

тики нарушают совершенство и точность двигательных рефлексов избегания, не устраняя реакцию на боль. Мы приходим к выводу о том, что медиаторные системы связаны не с отдельными эмоциями, а с информационными, побуждающими и подкрепляющими компонентами их внутренней организации, причем только последние (подкрепляющие) компоненты представлены разными нейромедиаторными системами: серотонинергической для отрицательных эмоций и дофаминергической для положительных.

Выше мы неоднократно подчеркивали положение о том, что любая эмоция реализуется не точечным «центром», а констелляцией, системой структур, расположенных на различных «этажах» головного мозга. Развивая теоретические концепции Шеррингтона, Магнуса, И. П. Павлова и обобщив собственные фактические данные, Э. А. Асратян (1959) сформулировал представление о множестве ветвей центральной части дуги безусловного рефлекса, каждая из которых проходит по различным отделам ЦНС, включая кору большого мозга. Следующим шагом в развитии такого рода представлений будет, по-видимому, уточнение вопроса о специфическом «вкладе», вносимом тем или иным представительством данной рефлекторной системы в осуществление целостной биологически целесообразной реакции.

Здесь возможны два варианта. Согласно первой точке зрения, каждая из потребностей (голод, жажда, секс и т. п.), равно как и каждая из эмоций (страх, ярость, удовольствие), имеют собственные «представительства» на различных этажах ЦНС, в том числе в миндалине, гиппокампе, новой коре больших полушарий. Согласно второй точке зрения, интеграция соматических и вегетативных компонентов, специфических для данной эмоции, обнаруживается только на определенном сравнительно низком уровне (в гипоталамусе?). Что же касается таких мозговых образований, как гиппокамп, миндалина и тем более новая кора, то в них представлены не отдельные потребности и эмоции, но *операции*, необходимые для генеза самых различных эмоциональных состояний.

Суть этих операций определяется двумя факторами, имеющими решающее значение для организации любого поведения: наличием актуальных потребностей и возможностью их удовлетворения благодаря взаимодействию с внешней средой. Значимость стимулов, поступающих из внешней среды, зависит от их отношения к потребностям, имеющимся у организма, причем все эти стимулы можно разделить на две основные категории: на стимулы с высокой вероятностью их подкрепления факторами, непосредственно удовлетворяющими ту или иную потребность, и на стимулы с низкой вероятностью подкрепления. Среди актуальных потребностей в свою очередь выделяются наиболее острые доминирующие потребности, требующие первоочередного удовлетворения, и субдоминантные потребности, динамически сосуществующие с доминантной или конкурирующие с ней.

Экспериментальные данные, полученные в нашей лаборатории, а также почерпнутые из литературы, показали, что именно таким

представлениям об организации поведения соответствует взаимодействие четырех мозговых образований, играющих решающую роль в оценке поступающих из внешней среды сигналов и выборе реакций (Симонов, 1979). Мы имеем в виду передние отделы новой коры, гиппокамп, миндалину и гипоталамус (рис. 106).

Поскольку в гипоталамусе были обнаружены структуры, связанные с актуализацией потребностей и с возникновением эмоций, можно сказать, что гипоталамус участвует и в самых ранних стадиях организации поведения, и на более поздних его этапах, где окончательно оформляется внешне реализуемый эмоциональный ответ.

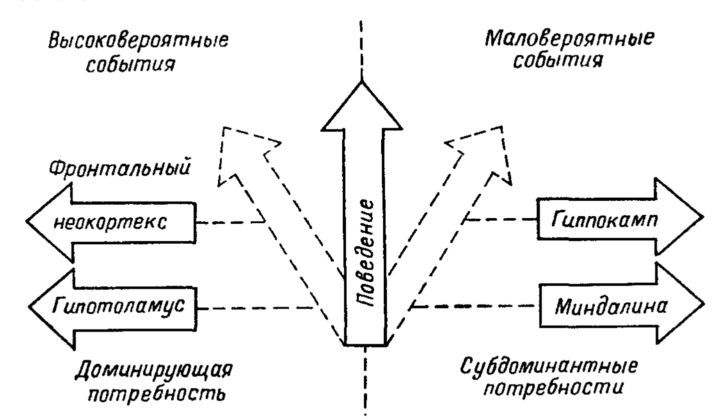


Рис. 106. Принципиальная схема участия мозговых структур в генезе эмоций и в организации целенаправленного поведения.

Ранняя (доминантная) стадия выработки нового условного рефлекса характеризуется широким вовлечением структур лимбической системы (Morrell et al., 1960), причем изменения нейронной активности и медленных потенциалов возникают в этих структурах раньше, чем в новой коре (Rebert, 1972; Linseman, Olds, 1973). Важнейшая роль в инициировании поведения принадлежит гипоталамусу (Судаков, 1971), поскольку двустороннее разрушение латерального гипоталамуса вызывает общее расстройство произвольного поведения (акинезию и каталепсию), которое включает афагию, но не ограничивается ею (Stricker, Andersen, 1980). Хотя гипоталамус находится как бы у «истоков» поведенческого акта, его деятельность вторична по отношению к потребностно-мотивационным механизмам нижележащих отделов головного мозга и представляет сравнительно высокий уровень интеграции. Полагают, что в гипоталамусе нет собственно «вегетативных центров», а его влияние на вегетатику реализуется через эмоциогенные структуры, интегрирующие двигательные и вегетативные компоненты эмоций (Поляков и др., 1978).

Степень голодового возбуждения оказывается решающим фактором для вовлечения структур гипоталамуса в процесс обучения

и в реакции на внешние объекты, способные удовлетворить пищевую потребность. Только у голодных обезьян в латеральном гипоталамусе найдены нейроны, отвечавшие на вид и запах пищи, на вид шприца с глюкозой или скорлупу ореха (Mora et al., 1976), причем введение глюкозы понижало реактивность нейронов на эти натуральные пищевые стимулы (Burton et al., 1976). Чувствительные к введению глюкозы нейроны гипоталамуса вовлекаются в процесс пищедобывательного поведения: их активность резко возрастала у обезьян за 2—0.8 с перед нажатием на рычаг для получения пищи (Nishino et al., 1979).

Нейроны латерального гипоталамуса обезьян отвечают через 150—200 мс после открывания заслонки для подачи пищи, в то время как активность нейронов бледного шара изменяется только спустя 300 мс вместе с электромиографическими признаками двигательной реакции (Rolls et al., 1977). Аналогичная последовательность событий наблюдается и в процессе выработки нового условного рефлекса. Изменение частоты разрядов нейронов гипоталамуса возникает после 10—20 сочетаний звука с пищей, а поведенческие признаки нового рефлекса только после 40—50 проб (Olds, 1973).

Исследования механизмов жажды и морфинизма у крыс показали, что нейроны латерального гипоталамуса активируются возникновением потребности (драйвом) и тормозятся ее удовлетворением (подкреплением). В медиальном гипоталамусе наблюдаются противоположные эффекты.

По сравнению с гипоталамусом функции второго мозгового образования, относимого к разряду «мотивационных», — ядра миндалевидного комплекса — в еще большей мере зависят от факторов внешней среды и наличной ситуации удовлетворения актуальных потребностей. Регуляция веса тела, потребление пищи и воды, ответ на уровень глюкозы в крови и продолжительность пищевой депривации существенно не изменяются после повреждения миндалины. Ее сохранность важнее для аппетита, для различения вкусной и невкусной, новой и знакомой пищи, т. е. для ответов на экстероцептивные пищевые стимулы, в том числе после короткой депривации, когда в организме еще не возникли метаболические сдвиги (Schoenfeld, Hamilton, 1981). По-видимому, именно за счет миндалины животные, переставшие реагировать на тканевую жажду и падение уровня глюкозы в крови после разрушения латерального гипоталамуса, продолжают отвечать на условные сигналы воды и пищи. Базолатеральная часть миндалины связана с влиянием прошлого опыта утоления жажды, а не с «тканевой жаждой» (Rolls, Rolls, 1973). Разрушение вентральной части медиального ядра нарушает пищевые и особенно питьевые инструментальные условные рефлексы, не сказываясь сколько-нибудь существенно на потреблении воды и пищи (Korczynski, Fonberg, 1976). Аналогичные последствия повреждения миндалины наблюдаются и в сфере оборонительных реакций, где амигдалэктомия нарушает поведение, вызванное страхом,

и не влияет на порог болевого раздражения (Ursin, 1965; Reeves et al., 1977). Преимущественная связь функций миндалины с внешними, а не с внутренними мотивирующими стимулами хорошо согласуется с особенностями ее морфологических связей. Миндалина имеет мощные пути к гипоталамусу и слабые — от него наряду с развитыми путями от лобных и височных зон неокортекса. Система неокортекс—миндалина—гипоталамус функционально формируется в процессе онтогенеза и играет важную роль в индивидуальных особенностях поведения (Чепурнов, Чепурнова, 1981).

Суммируя имеющиеся данные о функциях миндалины и ее роли в организации поведения, Глур (Gloor, 1960) приходит к выводу о том, что «„главный" дефект, вызываемый повреждением миндалины, можно описать как расстройство мотивационного механизма, который в норме позволяет выбрать поведение, приобретенное в данной ситуации» (Gloor, 1960, p. 1416). Миндалина оказывается необходимой для перестройки поведения в соответствии с изменившимися условиями подкрепления (Richardson, 1973). Принимая этот вывод, необходимо уточнить, что сама миндалина относительно «безразлична» к вероятности подкрепления, к его информационному компоненту. Переход к 50%-ному подкреплению вызывает фрустрацию у контрольных и септальных крыс, не оказывая влияния на амигдалэктомированных животных, в том числе на процесс угашения условных рефлексов, подкрепляемых в 50 % проб (Henke, 1977). Роль миндалины в выборе поведения, о котором говорит Глур, означает прежде всего выбор доминирующей потребности, подлежащей первоочередному удовлетворению. После разрушения медиальной части миндалины пищевые и питьевые условные рефлексы у крыс нарушались особенно сильно в случае конкуренции между ними, созданной соответствующей депривацией (Korczynski, Fonberg, 1976). М. Л. Пигарева (1978) экспериментально показала, что выработка условнорефлекторного переключения разнородных рефлексов по Э. А. Асратяну возможна у крыс только при сочетании слабого болевого раздражения с высокой пищевой возбудимостью или, напротив, при сочетании кратковременной пищевой депривации с сильным болевым подкреплением оборонительного рефлекса.

Таким образом, вывод о принадлежности миндалины к системе структур, определяющих выбор поведения, можно принять с уточнением, что миндалина участвует в этом выборе путем «взвешивания» конкурирующих эмоций, порожденных конкурирующими потребностями. Миндалина вовлекается в процесс организации поведения на сравнительно поздних этапах этого процесса, когда актуализированные потребности уже сопоставлены с перспективой их удовлетворения и трансформированы в соответствующие эмоциональные состояния.

Прогнозирование вероятности удовлетворения потребности (вероятности подкрепления) осуществляется с участием преиму-

щественно «информационных» мозговых структур — гиппокампа и передних отделов новой коры.

Гиппокамп вовлекается в процесс обучения на самых ранних его этапах (Segal, Olds, 1972). При выработке пищевых условных рефлексов на звук коротколатентные ответы нейронов были зарегистрированы в гиппокампе, а длиннолатентные условные ответы — в височной коре. По мнению авторов, гиппокамп является первым пунктом конвергенции условных и безусловных возбуждений. Именно в гиппокампе и латеральном отделе перегородки были найдены клетки, активность которых изменялась только при спаренных стимулах. Заметим, что разрушение дорсального и вентрального гиппокампа у крыс не нарушает их способности к обучению и даже облегчает выработку условнорефлекторного переключения (Пигарева, 1983). Наиболее ярким дефектом гиппокампэктомированных животных оказалась их чувствительность к ситуациям с низкой вероятностью подкрепления условных сигналов (Kimble, Kimble, 1970; Jarrard, Becker, 1977). Выпадение реакций на сигналы с низкой вероятностью подкрепления ведет к тому, что гиппокампэктомированные крысы превосходят контрольных в различении сигналов с разной вероятностью их подкрепления (Means et al., 1970; Stevens, 1973), частным случаем чего является облегчение у этих животных условнорефлекторного переключения. Будучи структурой, где мотивационное возбуждение от заднего и переднелатерального гипоталамуса сопоставляется с информацией, поступающей из внешней среды (через перегородку), равно как и со следами ранее накопленного опыта (из коры), гиппокамп, по-видимому, осуществляет двойную функцию. Во-первых, он играет роль входного фильтра информации, подлежащей или не подлежащей регистрации в долговременной памяти (Виноградова, 1975). С другой стороны, гиппокамп участвует в извлечении следов из памяти под влиянием мотивационного возбуждения для использования этих следов в организации текущего поведения (Hirsh, 1974). Подчеркнем, что следы могут быть извлечены из памяти независимо от внешних стимулов и обеспечивать ожидание этих стимулов по механизму тонических обратных условных связей (Асратян, 1974).

Электрофизиологическим коррелятом механизма, квантующего поток извлекаемых из памяти энграмм, является тета-ритм, столь характерный для электрической активности гиппокампа. Все ситуации, в которых мы наблюдаем усиление тета-ритма, будь то ориентировочный рефлекс, поисковое поведение, организация сложных неавтоматизированных движений, появление признаков эмоционального напряжения и т. п., обладают одной общей для них чертой: перечисленные случаи требуют активной мобилизации ранее выработанных условных связей, извлечения хранящихся в памяти энграмм для сопоставления с поступающими извне сигналами или для пересмотра, рекомбинации следов в целях построения новых приспособительных действий. Изложенное выше позволяет говорить о важной роли гиппокампа в творческой

деятельности мозга, в порождении гипотез, тем более что у человека гиппокамп доминантного полушария вовлекается в анализ словесных сигналов, а гиппокамп правого полушария — в анализ невербальных стимулов. Подобная функциональная асимметрия противоречит представлению о гиппокампе как о древнем и потому — примитивном образовании, способном только к осуществлению элементарных функций.

По мнению А. С. Батуева (1981), мотивационное возбуждение распространяется из лимбической системы в лобную и частично в теменную кору. Сведения о внешней среде поступают в ассоциативные системы неокортекса через ассоциативные ядра таламуса и транскортикальным путем от сенсорных проекционных зон. На основе этой информации и извлеченных из памяти энграмм фронтальная кора строит вероятностный прогноз, а таламопариетальная система обеспечивает селективное внимание к значимым факторам внешней среды и к ведущим звеньям предстоящего двигательного акта. Иными словами, теменная кора осуществляет приурочивание двигательных реакций к пространственной организации внешнего мира. Решающее значение передних отделов новой коры для прогнозирования вероятности предстоящих событий установлено у крыс, кошек, собак, обезьян и человека. Подчеркнем, что в отличие от гиппокампа, сохранность которого необходима для поддержания реакций на сигналы с низкой вероятностью подкрепления, фронтальная кора важна для ориентации поведения на сигналы высоковероятных событий. Так, после удаления фронтальных отделов неокортекса у крыс и собак значение часто и редко подкрепляемых условных сигналов как бы уравнивается: все сигналы становятся в одинаковой мере эффективными (Андреев, 1969; Пигарева, 1983). Способность фронтальной коры производить селекцию высокозначимых сигналов, отсеивая второстепенные для доминирующей мотивации стимулы, возможно, осуществляется с участием хвостатого ядра, чьи нейроны вовлекаются в процесс выработки тормозных условных рефлексов быстрее, чем в реакции на положительные сигналы (Суворов и др., 1981). Отметим, что у собак нарушение вероятностного прогнозирования наблюдается после удаления дорсолатеральных, а не медиобазальных областей префронтальной коры (Мехедова, 1971). Таким образом, в пределах лобного неокортекса обнаруживается преимущественная причастность дорсолатеральных отделов к «информационной» системе мозговых образований, а медиобазальных отделов — к «мотивационной» системе. Такому разделению функций хорошо соответствуют анатомические связи этих двух частей лобной коры: дорсальной части — с гиппокампом, а вентральной — с миндалиной (Nauta, 1972). Лобная кора может влиять на гиппокамп через пучок волокон к поясной извилине. Префронтальная кора — единственная неокортикальная область, которая получает иннервацию из вентральной части покрышки и миндалины (Divac, Kosmal, 1978). Исследования показали, что нейронная активность дорсо-

латеральной префронтальной коры обезьян зависит от интеграции сенсорных процессов, необходимых для организации поведения, в то время как нейроны орбитофронтальной коры связаны с мотивацией, их активность зависит от качества подкрепления (Aou Shuji, 1982). Реакции некоторых из этих нейронов чрезвычайно специализированы: они отвечают на апельсин, на змею, на паука и т. д., хотя большинство нейронов избирательно реагирует только в зависимости от пищевых или аверсивных качеств стимула (Thorpe et al., 1983). Мотивирующие влияния поступают во фронтальную кору из латерального гипоталамуса (Oomura, Fakigama, 1976). В префронтальной коре имеются нейроны, которые у голодных обезьян отвечают на появление пищи в кормушке до начала пищедобывательного движения (Орлов и др., 1979).

Анализируя функции неокортекса, необходимо учитывать их латерализацию, наметившуюся уже у животных и испытывающую влияние раннего индивидуального опыта. У цыплят, певчих птиц, крыс и кроликов левое полушарие оказалось сильнее вовлечено в процессы коммуникации, а правое ответственно за ориентировку в пространстве и эмоции (Denenberg, 1981). Отсасывание коры правой лобной доли у крыс вызывает их гиперактивность и падение уровня норадреналина в коре обоих полушарий. Экстирпация левой лобной доли таких изменений не дает (Pearlson, Robinson, 1981). По данным В. Л. Бианки (1983), к функциям правого полушария у крыс следует отнести восприятие пространства и конкретных признаков внешних объектов, одновременную обработку информации, явления дедукции; к функциям левого полушария — восприятие времени и абстрактных признаков, последовательную обработку информации, явления индукции. Стадия генерализации условных рефлексов теснее связана с деятельностью правого полушария. Динамический стереотип лучше воспроизводится левым.

Завершая обзор функций передних отделов новой коры, гиппокампа, миндалины и гипоталамуса, мы приходим к выводу о том, что взаимодействие этих четырех структур оказывается необходимым и достаточным для организации поведения в системе координат «потребности—вероятность их удовлетворения в окружающей внешней среде» (рис. 107). Все остальные образования мозга играют исполнительную или вспомогательную роль, будь то сенсорные системы, механизмы построения движений (пирамидные и экстрапирамидные), системы регуляции уровня бодрствования и вегетативных функций. Что касается других структур лимбической системы, то перегородка настолько тесно объединена с гиппокампом, что большинство исследователей предпочитают говорить об единой септогиппокампальной системе. Центральное серое вещество связано с оценкой аверсивности стимулов. Неспецифический таламус служит местом конвергенции сенсорных и мотивационных импульсов (Casey, Keene, 1973), и его значение не выходит за пределы передаточно-релейных функций. Иными словами, именно перечисленные выше четыре структуры опре-

деляют, на какие внешние стимулы и какой поведенческой реакцией в каждый данный момент ответит живой организм. По мнению Могенсона с соавторами (Mogenson et al., 1980), связь лимби-

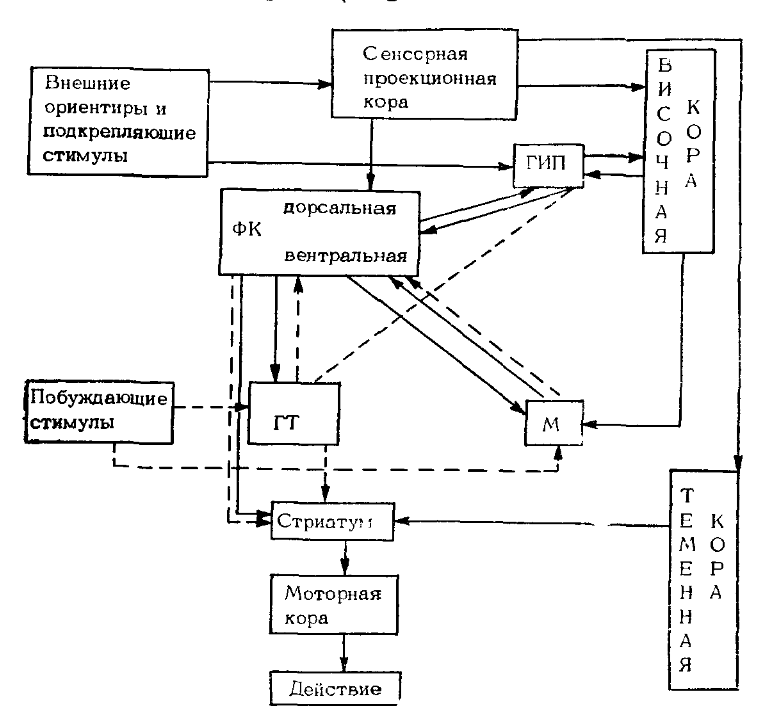


Рис. 107. Схема взаимодействия мозговых структур в процессе организации поведенческого акта.

Внутренние (метаболизм) и внешние (боль, запах и т. д.) побуждающие безусловные стимулы активируют мотивационные структуры гипоталамуса (*ГТ*), который в свою очередь активирует гиппокамп (*ГИП*) и передние отделы новой коры (влияние гипоталамуса на миндалину незначительно). Благодаря гиппокампу широкий круг внешних стимулов усиливает доминантное состояние. В случае совпадения этих стимулов с действием подкрепляющих безусловных раздражителей гиппокамп оказывается первым местом встречи сочетаемых афферентаций. При сформированном поведенческом акте в результате совместной деятельности гиппокампа и фронтальной коры (*ФК*) отбираются те внешние стимулы или их энграммы, которые ранее сопровождались удовлетворением данной потребности. Путем сопоставления мотивационного возбуждения с наличными стимулами и с энграммами, извлеченными из памяти, в миндалине (*М*) формируется эмоциональная окраска этих стимулов и энграмм, что ведет к выделению доминирующей мотивации, подлежащей первоочередному удовлетворению. Сложившаяся во фронтальной коре программа действия поступает в стриатум, где путем взаимодействия с теменной корой «вписывается» в пространственные координаты предстоящего действия. Отсюда через моторную кору возбуждение поступает на эффекторные органы, реализующие целенаправленное поведение. *Сплошные линии* — информационная афферентация, *прерывистые* — мотивационные влияния, *двойные* — эмоционально окрашенная афферента-

ческой системы с двигательной осуществляется через вентральный отдел покрышки среднего мозга и прилегающее ядро (nucleus accumbens) с бледным шаром.

Что касается согласованной деятельности «принимающих решение» структур, то к ним в полной мере относится глубокая

мысль А. А. Ухтомского о том, что «соподчинение физиологических приборов в порядке их нервной увязки есть процесс вынужденный и не предполагает для себя вмешательства какого-либо дополнительного, специального „координирующего центра“» (Ухтомский, 1954).

Имеются экспериментальные свидетельства тому, что на стадии генерализации (доминанты) «мотивационные» структуры вместе с активирующей ретикулярной формацией оказывают мощное влияние на прогнозирующую деятельность «информационных» образований новой коры и гиппокампа. Об этом говорят исследования пространственной синхронизации электрической активности мозга (Ливанов, 1972) и динамика вызванных потенциалов (Попова и др., 1982). Усиление мотивации, как правило, означает переход к оптимальной стратегии, т. е. к реакциям, обеспечивающим максимальный суммарный выигрыш (Sigel, Goldstein, 1959). И. М. Фейгенберг (1972) экспериментально показал, что степень искажения зависимости времени реакции от вероятности появления сигнала может служить количественной мерой значимости этого сигнала для субъекта.

По мере специализации условных рефлексов возрастает роль «информационных» образований новой коры. Метод корреляционного анализа электрической активности позволил установить, что на ранних стадиях выработки условного рефлекса тета-волны в гиппокампе опережают тета-волны височной коры, т. е. импульсы возбуждения следуют из гиппокампа в кору. После упрочения условной связи тета-волны энторинальной коры опережают волны в гиппокампе, импульсы возбуждения распространяются из коры в гиппокамп (Adey et al., 1961). Ориентируя поведение на сигналы высоко вероятных событий, прогнозирующие механизмы передних отделов новой коры не только обеспечивают точность и стабильность реакций, но и оказывают влияние на конкуренцию потребностей через соотносительную силу соответствующих эмоций. Выше мы уже отмечали, что для исхода этой конкуренции и определения «вектора поведения» (выражение А. А. Ухтомского) необходима сохранность ядер миндалевидного комплекса.

Таким образом, сформировав мозговые механизмы эмоций, эволюция обеспечила диалектическое единство, интеграцию порождающих (потребность) и отражающих (вероятность ее удовлетворения) факторов организации целенаправленного поведения. Многообразие сосуществующих и конкурирующих друг с другом потребностей, относительная независимость их актуализации от условий (возможности) их удовлетворения породили отражательно-оценочную, переключающую, подкрепляющую и замещающую (компенсаторную) функции эмоций, чьи объективные закономерности и нейрофизиологические механизмы все успешнее постигаются наукой, а субъективная сторона — присущей человеку способностью к сопереживанию и создаваемым им искусством.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Л. Н. К вопросу о механизме гиперактивности у лоботомированных и каудатэктомированных животных. — Журн. высш. нерв. деят., 1969, т. 19, с. 1082—1083.

Анохин П. К. Эмоции. — В кн.: БМЭ. 2-е изд. 1964, т. 35, с. 339—343.

Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953. 560 с.

Асратян Э. А. Лекции по некоторым вопросам нейрофизиологии. М., 1959. 154 с.

Асратян Э. А. Рефлекторная теория и проблема мотиваций. — В кн.: Основные проблемы электрофизиологии головного мозга. М., 1974, с. 5—20.

Асратян Э. А. Двусторонняя связь как общенейрофизиологический принцип. — Журн. высш. нерв. деят., 1981, т. 31, с. 3—11.

Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.

Бианки В. Л. Факторы латерализации мозга позвоночных. — Физиол. журн., 1983, т. 69, с. 865—875.

Борисенко С. А. Влияние психотропных веществ на реакцию самостимуляции. — Бюлл. эксперим. биол. и мед., 1977, т. 83, с. 429—432.

Вальдман А. В. Принципиальные проблемы изучения эмоционального поведения в эксперименте на животных. — В кн.: Экспериментальная нейрофизиология эмоций. Л., 1972, с. 6—26.

Вальдман А. В., Звартау Э. Э., Козловская М. М. Психофармакология эмоций. М., 1976. 327 с.

Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975. 333 с.

Воронин Л. Г. Эволюция высшей нервной деятельности (очерки). М., 1977. 128 с.

Григорьян Г. А. Современные представления о механизмах самостимуляции.— Успехи физиол. наук, 1978, т. 9, с. 73—94.

Звартау Э. Э., Паткина Н. А. Мотивационные компоненты и самостимуляция при поведенческих реакциях, вызванных электрической стимуляцией гипоталамуса кошек. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 529—535.

Иоффе М. Е., Самойлов М. И. Обратные связи в сложных оборонительных рефлексах. — Журн. высш. нерв. деят., 1972, т. 22, с. 466—470.

Костандов Э. А. Функциональная асимметрия полушарий и неосознаваемое восприятие. М. 1983. 171 с.

Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М. 1972. 176 с.

Лобачевский Н. И. О началах геометрии. — Наука и жизнь, 1976, № 5, с. 39.

Меницкий Д. Н., Хананашвили М. М. Изменения компонентов эмоциональных реакций у собак при вероятностном подкреплении условных раздражителей и угашении условных рефлексов. — Журн. высш. нерв. деят., 1969, т. 19, с. 876—878.

Мехедова А. Я. О роли лобных областей мозга в формировании условных реакций, адекватных величине и вероятности их подкрепления. — Журн. высш. нерв. деят., 1971, т. 21, с. 459—464.

Михайлова Н. Г., Стайкова Р. М., Черешаров Л. П. Влияние катехоламинов на мотивационный и подкрепляющий эффекты зон самораздражения. — Журн. высш. нерв. деят., 1979, т. 29, с. 815—822.

Ониани Т. Н. О возможности выработки условных рефлексов на базе эмоциональных реакций, вызванных электрическим раздражением лимбических структур. — Журн. высш. нерв. деят., 1975, т. 25, с. 230—238.

Орлов А. А., Пирогов А. А., Шефер В. И. Сравнительная характеристика активности нейронов лобной и моторной коры обезьян при осуществлении движения. — Физиол. журн., 1979, т. 65, с. 1727—1733.

Осипов В. П. О физиологическом происхождении эмоций. — В кн.: Сборник, посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова. Л., 1924, с. 109—110.

Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951, т. 3, кн. 1, 390 с.; кн. 2. 438 с.

Павлов И. П. Переписка И. П. Павлова. Л., 1970. 438 с.
Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М., 1973. 659 с.
Павлыгина Р. А. Доминанта и условный рефлекс на стадии генерализации. — Журн. высш. нерв. деят., 1973, т. 23, с. 687—696.
Павлыгина Р. А. Доминанта и ее значение в поведении животного. — Успехи физиол. наук, 1982, т. 13, с. 31—47.
Пигарева М. Л. Лимбические механизмы переключения (гиппокамп и миндалина). М., 1978. 151 с.
Пигарева М. Л. Экспериментальная нейропсихология эмоций: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1983. 38 с.
Поляков Е. Л., Талан М. И., Черниговский В. Н. Организация влияний гипоталамуса на вегетативные функции. — В кн.: Локализация и организация церебральных функций. М., 1978, с. 132—133.
Попова Н. С., Гнеушев Г. Н., Деревягин В. И. Вызванные потенциалы структур мозга при формировании реакции избегания. — Журн. высш. нерв. деят., 1982, т. 32, с. 10—19.
Преображенская Л. А. Исследование корреляции между гиппокампальным тета-ритмом и частотой сердцебиений в начальной стадии выработки оборонительного условного рефлекса. — В кн.: Нервное напряжение и деятельность сердца. М., 1969, с. 151.
Преображенская Л. А. Изменения инструментальных пищевых рефлексов при переходе от постоянного к вероятностному режиму подкрепления. — Журн. высш. нерв. деят., 1974, т. 24, с. 965—972.
Русинов В. С. Доминанта. Электрофизиологические исследования. М. 1967. 231 с.
Сеченов И. М. Физиология и психология. — Избр. произв. М., 1952, т. 1. 772 с.
Симонов П. В. О соотношении двигательного и вегетативного компонентов условного оборонительного рефлекса у человека. — В кн.: Центр. и периф. механизмы двигат. деят. животных и человека. М., 1964. с. 65—66.
Симонов П. В. Динамический стереотип и физиология эмоций. — В кн.: 18-й Международный психологический конгресс. Симпозиум 3. М., 1966, с. 97—110.
Симонов П. В. Потребностно-информационная организация деятельности мозга. — Журн. высш. нерв. деят., 1979, т. 29, с. 467—478.
Симонов П. В. Эмоциональный мозг. М., 1981, 215 с.
Смирнов В. М. Стереотаксическая неврология. Л., 1976. 246 с.
Суворов Н. Ф., Данилова Л. К., Дрягин Ю. М., Шуваев В. Т. Обзор: Орбито-каудатный уровень организации условного рефлекса. — Физиол. журн. СССР, 1981, т. 67, с. 1437—1452.
Судаков К. В. Биологические мотивации. М., 1971. 304 с.
Тихомиров О. К. Структура мыслительной деятельности человека. М., 1969. 304 с.
Ухтомский А. А. Учение о доминанте. — Собр. соч., т. 1. Л., 1950. 328 с.
Ухтомский А. А. Очерк физиологии нервной системы. — Собр. соч., т. 4. Л. 1954. 232 с.
Ухтомский А. А. Доминанта. М.; Л., 1966. 273 с.
Фейгенберг И. М. Мозг. Психика. Здоровье. М., 1972. 111 с.
Харкевич А. А. О ценности информации. — Проблемы кибернетики, 1960, № 4, с. 53—57.
Чепурнов С. А., Чепурнова Н. Е. Миндалевидный комплекс мозга. М., 1981. 255 с.
Adey W. R., Walter D. E., Hendrix C. E. Computer techniques in correlation and spectral analyses of cerebral slow waves during discriminative behavior. — Exp. Neurol., 1961, vol. 3, p. 501—524.
Aou Shuji. Нейронная активность префронтальной коры обезьян в процессе мотивированного поведения и влияние фармакологических веществ. — Fukuoka acta med., 1982, vol. 73, p. 308—327.

Arnold M. B. Emotion and personality, vol. 2. Neurological and physiological aspects. New York, 1960. 339 p.
Burton M. J., Rolls E. F., Mora F. Effects of hunger on the responses of neurons in the lateral hypothalamus to the sigth and taste of food. — Exp. Neurol., 1976, vol. 51, p. 668—677.
Gasey K. L., Keene J. J. Unit analysis of the awake animal: pain and self-stimulation. — In: Brain unit activity during behavior. Springfield, 1973, p. 115—129.
Cytawa J. The nature of reinforcement in ingestive instrumental contidioning. — In: Abstr. of symposium on instrumental conditioning. Jablonna, 1979, p. 11—12.
Cytawa J., Trojniar W. The state of pleasure and its role in the instrumental conditioning. — Acta Nerv. Super., 1976, vol. 18, p. 92—96.
Denenberg V. H. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience. — Behav. and Brain Sci., 1981, vol. 4, p. 1—49.
Divac I., Kosmal Q. Subcortical projections to the prefrontal cortex in the rat as revaeled by the horseradish peroxidase technique. — Neuroscience, 1978, vol. 3, p. 785—796.
Fonberg E. The motivational role of hypothalamus in animal behavior. — Acta neurobiol. exp., 1967, v. 27, No. 3, p. 303—318.
(*Fress P.*) *Фресс П.* Эмоции. — В кн.: Экспериментальная психология. М., 1975, вып. 5, с. 111—195.
Gloor P. Amigdala. — In: Handbook of physiology. Vol. 2. Neurophysiology. Washington, 1960, p. 1395—1490.
Hebb D. O. On the nature of fear. — Psychol. Rev., 1946, vol. 53, p. 259—276.
Henke P. G. Dissociation of the frustration effect and the partiel reinforcement extinction effect after limbic lesions in rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1977, vol. 91, p. 1032—1038.
Hess W. R. Psychologie in biologischen Siecht. Stuttgart, 1968. 180 S.
(*Hinde R.*) *Хайнд Р.* Поведение животных. М., 1975. 855 с.
Hirsh R. The hippocaspus and contextual retrieval of information from memory: a theory. — Behav. Biol., 1974, vol. 12, p. 421—444.
Hodge F. A. The emotions in a new role. — Psychol. Rev., 1935, vol. 42, p. 555—565.
Huston J. P. Relationship between motivating and rewarding stimulation of the lateral hypothalamus. — Physiol. and Behav., 1971, vol. 6, p. 711—716.
Huston J. P. Inhibition of hypothalamically motivated eating by rewarding stimulation through the same electrode. — Physiol. and Behav., 1972, vol. 8, p. 1121—1125.
Isaacson R. L. The limbic system. New York; London, 1974. 292 p.
James W. What is emotion. — Mind, 1884, vol. 4, p. 188—204.
Jarrard L. E., Becker I. T. The effects of selective hippocampal lesions on DRL behavior in rats. — Behav. Biol., 1977, vol. 21, p. 393—404.
Kimble D., Kimble R. The effect ofhippocampal lesions on extinction and «hypothesis» behavior in rat. — Physiol. and Behav., 1970, vol. 5, p. 735—738.
Konopasky R., Telegdy G. Conformity in the rat: a liader selection of door color versus a learned-color discrimination. — Percept. and Motor Skills, 1977, vol. 44, p. 31—37.
Konorski J., Santibanez H., Beck J. Electrical hippocampal activity and heart rate in classical and instrumental conditioning. — Acta biol. exp., 1968, vol. 28, p. 169—185.
Korczynski R., Fonberg E. Instrumental reactions and food and water intake in medial amygdal rats. — Acta neurol. exp., 1976, vol. 36, p. 667—686.
(*Lindsley D. B.*) *Линдсли Д. Б.* Эмоции. — В кн.: Экспериментальная психология. М., 1960, с. 629—684.
Linseman M. A., Olds J. Activity changes in rat hypothalamus, preoptic area and striatum associated with pavlovian conditioning. — J. Neurophysiol., 1973, vol. 36, p. 1038—1050.

Matthies H. Plasticity in the neurons system — an approach to memory research. — In: Neuronal plasticity and memory formation / Ed. C. Marsan, H. Matthies. New York, 1982, p. 1—15.
Means L., Walker D., Isaacson R. Facibtated single — alternation go, no-go acquisition following hippocampectomyin the rat. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1970, vol. 72, p. 278—285.
(*Milner P. M.*) *Мильнер П. М.* Физиологическая психология. М., 1973, 647 с.
Mogenson G., Jones D., Yim Chi Yiu. From motivation to action functional interface between the limbic system and the motor system. — Progr. in Neurobiol., 1980, vol. 14, p. 69—97.
Mora F., Rolls E. T., Burton M. J. Modulation during learning of the responses of neurons in the lateral hypothalamus to the sigh of food. — Exp. Neurol., 1976, vol. 53, p. 508—519.
Morrell F., Bralow J., Brazier M. Analysis of conditioned repetitive response by means of the average response computer. — In: Recent advances biol. psychiatry. New York; London, 1960, p. 123—137.
Nauta W. Neural assosiations of the frontal cortex. — Acta neurol. exp., 1972, vol. 32, p. 125—140.
Nishino H., Ono T., Sasaki K., Muramoto K. Characterishes of glucose-sensitive neurons in monkey feeding center. — J. Physiol. Soc. Japan, 1979, vol. 41, p. 316.
(*Nutten G.*) *Нюттен Ж.* Мотивация. — В кн.: Экспериментальная психология. М., 1975, вып. 5, с. 15—110.
Olds M. E. Short-term changes in the firing pattern of hypothalamic neurons during Pavlovien conditioning. — Brain Res., 1973, vol. 58, p. 95—116.
Omura Y., Fakigoma M. Input-outpur organization between the frontal cortex and the lateral hypothalamus. — In: Mechanisms in trans mission of signals for conscious behaviour / Ed. T. Dsiraju. Amsterdam, 1976, p. 163—192.
Pearlson G., Robinson R. Suction lesions of the frontal cerebral cortex in the rat inclce asymmetrical behavioral and catecholaminergic responses. — Brain Res., 1981, vol. 218, p. 233—242.
Popper K., Eccles J. The Self and its brain. Springer, 1977. 343 p.
Pribram K. New biology and neurology of emotions. A structural approach. — Amer. Psychologist, 1967, vol. 22, p. 830—836.
Rebert Ch. S. Cortical and subcortical slow potentials in the monkeys brain during a preparatory interval. — J. EEG and clin. Neurophysiol., 1972, vol. 33, p. 389—402.
Reeves D., Martin Ch., Ghiselli W. Influense of amygdaloid lesions of self-punitive behavior in rats. — Physiol. and Behav., 1977, vol. 18, p. 1089—1093.
Richardson J. S. The amygdala: historical and functional analysis. — Acta neurol. exp., 1973, vol. 33, p. 623—648.
Rolls B., Rolls E. Effects of lesions in the basolateral amygdala of fluid intake in the rat. — J. Comp. Physiol., 1973, vol. 83, p. 240—247.
Rolls E. T., Roper-Holl Q., Sanghera M. K. Activity of neurones in the substantia innominata and lateral hypothalamus during the initiation of feeding in the monkey. — J. Physiol., 1977, vol. 272, p. 24.
Russell W. A. Milestones in motivation. New York, 1970. 572 p.
Schcenfeld Th., Hamilton W. Disruption of appetite but not hunger or satiety following small lesions in the amygdala of rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1981, vol. 95, p. 565—587.
Segal M., Olds J. Behavior of units in hippocampal circuit of the rat during learning. — J. Neurophysiol., 1972, vol. 35, p. 680—690.
Sigel S., Goldstein D. Decision making behavior in a two-choice unsertain outcome situation. — J. Exp. Psychol., 1959, vol. 57, p. 38—47.
Stein L. Neurochemistry of reward and punishment: some implications for the etiology of schizophrenia. — J. Psychiatr. Res., 1971, vol. 8, p. 345—361.

Stevens R. Probability discrimination learning in hippocampectomired rats. — Physiol., and Behav., 1973, vol. 10, p. 1023—1030.
Stricker E., Andersen Q. The lateral hypothalamic syndrome: comparison with the syndrome of anorexia nervosa. — Life Sci., 1980, vol. 26, p. 1927—1934.
Thorpe S., Rolls E., Maddison E. The orbitofrontal cortex: neuronal activity in the behaving monkey. — Exp. Brain Res., 1983, vol. 49, p. 93—115.
Trojniar W., Cytawa J. Transfer from extero- to interoceptive reinforcement in the course of instrumental conditioning in rats. — Acta neurobiol. exp., 1976, vol. 36, p. 455—462.
Ursin H. Effect of amugdaloid lesions on avoidance behavior and visual discrimination in cats. — Exp. Neurol., 1965, vol. 11, p. 298—317.
Wyrwicka W. The sensory nature of reward in instrumental behavior. — Pavlovian J. Biol. Sci., 1975, vol. 10, p. 23—51.

Глава 15

РОЛЬ ОБРАЗНОЙ ПАМЯТИ В ЭВОЛЮЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время у широкого круга биологов, ориентированных на исследования частных биологических проблем с общеэволюционной точки зрения, не вызывает никаких сомнений, что поведение животных (в самом широком смысле этого термина) не только является признаком, подлежащим дарвиновской эволюции, подобно любому другому признаку (например, морфофизиологическому), но и таким признаком, который в значительной степени может активно определять ход самой эволюции. Особенно ясно это положение было проиллюстрировано в этологических работах, показавших адаптивный характер изменений наследственных форм поведения в ходе эволюции основных групп животных, с одной стороны, и роль поведенческих паттернов в эволюционном развитии основных групп животных — с другой (Hinde, 1975; Dewsbury, 1981; Manning 1982). Это обстоятельство связано с особым, приоритетным положением поведения среди других основных атрибутов живого организма (характер обмена веществ, структурно-морфологические признаки, особенности функционирования физиологических систем). Все эти признаки являются в большей степени внутренними для организма, тогда как поведенческие признаки являются для него внешними, т. е. теми, по которым осуществляется непосредственное его взаимодействие как целостной системы с другой целостной системой — биогеоценозом. Именно это взаимодействие, согласно современной синтетической теории эволюции, и определяет, какие популяционные генофонды будут отобраны, с тем чтобы стать ареной действия различных факторов эволюции (Waddington, 1970a; Mayr, 1974; Grant, 1980). Характеристики поведения особи, индивидуально приобретаемого в данных условиях существования, не могут не оказывать влияния на вероятность ее выживания в этих условиях, а следовательно, и вероятность оставления ею потомства; тем самым поведенческие репертуары особей данной популяции поставляют материал для действия основных факторов эволюции, что ведет к эволюции поведения через поведение. Особый интерес в этом плане представляют те формы поведения, которые детерминируются не столько генетическими программами,

сколько индивидуальным опытом особи, включающим условнорефлекторные связи, а также образы среды и ее компонентов, возникающие у особи при перцептивных контактах со средой местообитания. Наиболее яркой чертой этого индивидуального опыта является то, что приобретенная в ходе онтогенеза информация может целенаправленно менять поведенческий акт не только в момент своего возникновения, но и спустя тот или иной промежуток времени после этого. Естественным образом возникают вопросы о роли различных видов индивидуальной памяти в адаптивной эволюции поведения и об адаптивной эволюции самих систем индивидуальной памяти. Оба аспекта проблемы органически взаимосвязаны, ибо способность к индивидуальной памяти в конечном счете детерминирована генетически в виде эволюционно возникшей и все расширяющейся «нормы реакции» (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), опосредуемой прогрессивными перестройками мозговых структур (Батуев, 1973, 1981; Карамян, 1976). В то же время разные формы индивидуальной памяти путем разнообразных по биологической эффективности поведенческих реакций способствуют разным направлениям и давлениям основных факторов эволюции («волны жизни», эколого-этологическая изоляция, естественный отбор). Это в конечном счете на длительных интервалах пространственно-временного контиуума приводит к эволюции самих генетических программ мозгового обеспечения поведения.

В ряде обзорных публикаций уже было дано детальное рассмотрение как вопросов эволюции морфофизиологического мозгового субстрата интегративных форм деятельности мозга (Батуев, 1979; Карамян, 1979), так и вопросов эволюции условнорефлекторной памяти (Воронин, Сергеев, 1979). Поэтому нашей задачей будет рассмотрение в вышеочерченном плане некоторых сторон так называемой образной памяти в том виде, как она была выделена И. С. Бериташвили в ходе его многолетних исследований поведения животных (Беритов, 1961; Бериташвили, 1974).

ПСИХОНЕРВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Представления И. С. Бериташвили о психонервной деятельности и образном поведении животных. В одной из наших работ (Окуджава, Натишвили, 1986) уже отмечалось, что к представлениям о наличии у животных психонервной деятельности, включающей информационные (образ) и мотивационно-эмоциональные компоненты (афферентно-эфферентная генерализация условного рефлекса), И. С. Бериташвили пришел уже на самых ранних этапах своей экспериментальной работы по условным оборонительным рефлексам у собак. Однако эти в то время нетривиальные представления видного нейрофизиолога не были ясно сформулированы и оформлены в некую целостную систему. Лишь в 1933—1935 гг. И. С. Бериташвили публикует в «Физиологическом журнале СССР», редактором которого в то время был

И. П. Павлов, 10 сообщений об индивидуальном поведении собаки (Беритов, 1934а, 1934б, 1934в, 1934г, 1935а, 1935б, 1935в), в которых дает для того времени наиболее полную сводку собственных экспериментальных находок, а также попытки их теоретического осмысления. Небезынтересно также отметить, что в начале своих работ по условным рефлексам и, более широко, по поведению животных И. С. Бериташвили, по собственному признанию, стоял на бихевиористских позициях в том смысле, что сложные поведенческие акты животных ему представлялись хоть и целостно организованной, но все же цепной суммой безусловных и условных рефлексов (Беритов, 1929).

Будучи нейрофизиологом-экспериментатором, воспитанным в традициях классических русской и английской физиологических школ (Н. Е. Введенский, Шеррингтон), всегда отдававших примат эксперименту, а не теоретическим спекуляциям, И. С. Бериташвили мог отказаться от «рефлексологических» представлений только лишь под давлением серьезного фактического экспериментального материала. Тем более знаменательным следует считать публикации вышеупомянутых 10 сообщений об индивидуальном поведении собаки.

Остановимся кратко на некоторых опытах, приведенных в этих сообщениях и имеющих принципиальное значение.

Опыт № 1. У собаки в одной экспериментальной комнате на определенный сигнал (эвонок) выработан условный рефлекс побежки к одной из четырех кормушек, расположенных в различных местах комнаты. После достаточного упрочения этого условного рефлекса собаку переводят на поводке через коридор в другую комнату, в которой она раньше никогда не была. В этой комнате ей предъявляется тот же самый условный сигнал — эвонок, в ответ на него собака бежит в коридор, проходит его и заходит в первую экспериментальную комнату; зайдя в нее, обходит все препятствия и направляется прямо к той кормушке, из которой обычно получала пищу (Беритов, 1934б, 1934г).

Таким образом, в данном опыте собака продемонстрировала целенаправленную побежку, пройдя совершенно новый для нее путь, по которому никогда ранее не ходила, иэ совершенно нового стартового места (с которого она также никогда не ходила за пищей). На протяжении всего этого времени животное правильно ориентировалось, хотя условный сигнал уже давно перестал действовать. Очевидно, внешняя ситуация в этом опыте не могла служить ситуационным условным сигналом (вопреки мнению некоторых представителей школы И. П. Павлова — см.: Купалов и др., 1964), ибо этот индифферентный раздражитель никогда ранее не сочетался с предъявлением пищи. С другой стороны, при побежке из второй комнаты в первую, да и при нахождении животного в первой комнате (в которой и производилась предварительная выработка условного рефлекса на сигнал) животное не могло видеть пищи, ибо последняя была скрыта в одной из четырех кормушек. Итак, налицо целенаправленная реакция

животного на определенное место ситуации, возникающая с совершенно нового стартового места, производимая по совершенно новому пути и возникающая с ходу, при актуальном отсутствии целевого раздражителя (пищи). И. С. Бериташвили предлагает рассматривать описанный поведенческий акт, как регулируемый «представлением о местонахождении пищи» (Беритов, 1934). Деятельность мозга животного, осуществляющая подобного рода поведенческую реакцию, была названа И. С. Бериташвили психонервной. В то время И. С. Бериташвили так охарактеризовал этот вид поведения: «Индивидуально приобретенное поведение животных в своей высшей форме характеризуется тем, что животное производит функциональное приспособление к среде, согласно представлению об этой среде. По нашим исследованиям, данная форма поведения вызывается и регулируется представлением о конечной цели, которая выражает удовлетворение какой-либо жизненно важной потребности организма» (Бериташвили, 1975, с. 368).

Опыт № 2. На подоконнике экспериментальной комнаты стоит миска с пищей. Собака случайно нашла ее и поела оттуда пищу. Как в тот день, так и на следующие дни при входе в экспериментальную комнату она подходит не только к тем кормушкам, из которых регулярно получала пищу, но и карабкается на подоконник, хотя там пищи уже нет. Она проявляет такое поведение на протяжении ряда дней, даже по нескольку раз в день, хотя, повторяем, пищи там уже нет и, следовательно, никакого подкрепления она не получает (Беритов, 1934а).

Опять-таки можно видеть, что вполне целенаправленная побежка возникает в отсутствии какого-либо ключевого стимула, в отсутствии многократного подкрепления, возникает с ходу и характеризуется практической неугасаемостью при многократных повторениях без подкрепления.

Опыт № 3. Повторение известных опытов Кёлера (Köhler, 1930), но с другими результатами. Как известно, Кёлер с целью сравнения поведения обезьяны и собаки предложил тест «обходного пути». Животное вводится в узкий коридор, перед которым находится решетка. На виду у животного пищу кладут с другой стороны решетки либо на большом расстоянии от нее (но в зоне видимости животного), либо достаточно близко к ней. В первом случае, по Кёлеру, собака сразу же поворачивается на 180°, выходит из коридора, обходит его и прямо идет к пище. Но если пища лежит близко от решетки, собака пытается ее достичь разными манипуляторными движениями передних лап либо морды, но не совершает обходной побежки.

И. С. Бериташвили в тех же условиях опыта показал, что собака способна после разового восприятия пищи за решеткой достичь ее путем обходной побежки не только в том случае, когда она находится на сравнительно далеком расстоянии (20—100 см), но и при близком расстоянии (не более 20 см) от решетки (Беритов, 1934в). Различие заключалось в том, что в первом случае латент-

ный период реакции обхода был очень мал — порядка нескольких секунд, тогда как во втором случае, когда собака безуспешно старалась использовать манипуляторные приемы доставания пищи лапами, языком либо мордой, он был порядка 30—60 с. При двух-трех повторениях этих опытов латентный период резко сокращался — собака (даже впервые находившаяся в данной ситуации) сразу же производила короткую обходную побежку с точным достижением места пищи (Беритов, 1934в). Эти эксперименты И. С. Бериташвили являются оригинальными в том плане, что они показали бóльшие «интеллектуальные возможности» собаки, чем это предполагал Кёлер, не обративший должного внимания на фазу использования других тактик добывания близкорасположенной, но недоступной пищи, и тем самым «просмотревший» наличие инсайта и в этом случае.

И. С. Бериташвили поставил аналогичные опыты с введением существенных модификаций. Например, собаку заводят в коридор и на глазах у нее перебрасывают пищу через некоторую непрозрачную перегородку (в отличие от прозрачной решетки), так что животное не может видеть места упавшей пищи. Животное тем не менее сразу же берет правильное направление, обходит препятствие и точно находит пищу. В отличие от предыдущих опытов, где собака видела (т. е. «знала» местонахождение пищи в момент ее восприятия), в этих опытах такого «знания» быть не могло, ибо пища исчезала за непрозрачным объектом. Тем не менее собака правильно определяла пространственное направление поиска, причем делала это с ходу, т. е. в первом же опыте. В другой модификации опыта с «обходным путем» животному показывали пищу, давали нюхать, а затем перебрасывали через окно экспериментальной комнаты во двор. Следует отметить, что путь из этой комнаты во двор был достаточно сложным: собака должна была развернуться на 180°, пробежать около 6 м от окна, из которого выбросили пищу, до дверей этой комнаты, еще 6 м ей надлежало пробежать по коридору, ведущему от комнаты до лестницы, имевшей 15 ступенек, а оттуда надо было пробежать 3 м до наружных дверей здания, в котором располагалась экспериментальная комната, и, наконец, надо было пробежать около 3 м от этих дверей до того окна, из которого был выброшен кусок мяса. Конечно, сам по себе весь этот сложный и длинный путь был хорошо знаком подопытным собакам, ибо их не раз проводили по нему из вивария на обычные опыты с условными рефлексами. Тем не менее, несмотря на сложность этого пути, после 1—3 таких опытов собаки безошибочно находили пищу, причем без существенных поисковых реакций (Беритов, 1934в).

Опыт № 4. На расстоянии 3—5 м от обычного местонахождения собаки (стартовая лежанка) располагали 10 идентичных ящиков, которые могли быть упорядочены либо линейно, либо циркулярно — по окружности (рис. 108). Расстояние между ящиками около 20 см. Местонахождение собаки на стартовой лежанке экранировалось непрозрачным деревянным щитом. В один из ящиков

предварительно закладывали пищу. Собаку отводили со стартового места к ящику с пищей и либо давали поесть часть пищи, либо давали ее понюхать, после чего возвращали обратно на стартовую лежанку. Сразу же вслед за этим ящик с пищей убирали, заменяя его идентичным пустым. Этим контролировали возможную роль запаховых следов в качестве указателей места пищи. Через несколько минут собаке давали индивидуальный условный сигнал (звонок), на который ранее был выработан прочный условный

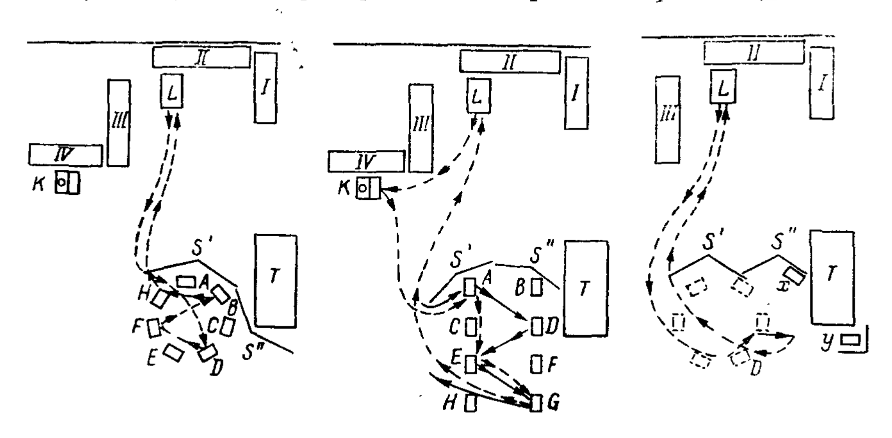


Рис. 108. Схема опытов по психонервному поведению собак, проведенных по методу свободного движения (по: Бериташвили, 1933).

Левая часть рисунка. За ширмами S' и S'' стоит 7 ящиков (A—H), расположенных окружностью. В одном из них (B) собаке дали съесть всю пищу, а в двух других (D и F) дали только понюхать; *штриховая линия* — путь, проделанный собакой; L — лежанка, откуда собака начинает свой путь. *Средняя часть рисунка.* За ширмами S' и S'' стоит 8 ящиков (A—G). *Сплошная линия* — путь, каким шла собака, когда показывали пищу в 4 ящиках (A, D, E, G). *Правая часть рисунка.* За ширмами S' и S'' был сделан круг из 6 ящиков. Диаметр круга 1.5—2 м. В одном ящике (D) показали пищу. Затем все ящики были убраны. Оставлены только ящики x и y, но и они стояли не на своем месте, а на расстоянии около 1 м. *Линия со стрелкой* — путь, который прошла собака на пищевой сигнал спустя 3 мин после показа пищи. Ящики отмечены *четырехугольниками*. K — кормушка; I—IV — шкафы; T — стол экспериментаторов.

рефлекс к стандартной кормушке, находящейся в противоположном направлении от системы тестовых ящиков. На условный сигнал, как обычно, собака направлялась к кормушке, но, не получив там пищи, шла к системе ящиков, обходила прикрывавшую их ширму и прямо подбегала к тому пустому ящику, которым был заменен ранее воспринятый ящик с пищей. Не найдя там пищи, она направлялась к соседним ящикам. Ошибки в случае их совершения заключались, как правило, лишь в подходе к ближайшему соседнему ящику; но даже в этих случаях собака лишь слегка обнюхивала его, тогда как при подходе к «правильному» ящику обязательно опускала морду в него, производя при этом интенсивные обнюхивательные движения (Беритов, 1934в).

В некоторых опытах этой серии пищу клали не в один из 10 ящиков, а в несколько — в 2 или 3; после показа с обнюхиванием и/или частичного поедания пищи из них они заменялись на пустые.

Спустя несколько минут, в ответ на условный сигнал собака совершала побежку с обходом экранирующей ширмы именно к этим «правильным» ящикам и именно в них опускала морду, совершая при этом интенсивные обнюхивательные движения. В некоторых случаях в реакции собаки сохранялся даже порядок поиска ею пищи в том или ином из нескольких ящиков, но в других случаях исходный порядок подвода животного к «целевым» ящикам мог и изменяться на иной, чаще на обратный. Существенно, однако, то, что даже при изменении порядка подводов к «пищевым» ящикам животное все же точно локализовало их пространственно, ибо опускала морду лишь в те из них, в которых ранее была найдена пища.

Опыт № 5. Этот опыт очень важен, ибо он направлен на выяснение того, какие элементы внешней обстановки определяют или «помогают» определять животному «правильные» ящики, т. е. местонахождение скрытой пищи. В одной серии опытов животному показывали пищу в одном или в двух ящиках из 10, после чего все ящики (кроме «пищевых») удаляли, а «пищевые» заменяли, как обычно, пустыми (рис. 108). На условный сигнал собака прямо шла к «целевым» ящикам. В другой серии опытов имелся одиночный ящик, в котором собаке показывали пищу с ее обнюхиванием, после чего отводили на лежанку. Этот ящик заменяли пустым, причем приставляли к нему ряд других пустых ящиков. На сигнал животное прямо шло к тому «целевому» ящику, в котором была показана пища. В третьей серии опытов собаке давали понюхать пищу в одном из 10 ящиков, расположенных по окружности, после чего отводили обратно на лежанку. После этого все ящики убирались, за исключением «целевого» и еще одного смежного, но и они отодвигались в сторону от своего обычного местонахождения. Несмотря на эти манипуляции, собака по условному сигналу прямо шла к тому месту, где находился «целевой» ящик (Беритов, 1934в) (рис. 108).

Во всех этих опытах ясно демонстрируется тот факт, что животное способно осуществлять реакцию целенаправленно даже в отсутствии соответствующего внешнего жизненно важного объекта типа пищи. Опыты убедительно показывают, что в осуществлении такого поведения не играют роли запаховые раздражители, а также те объекты, которые сгруппированы вокруг ранее воспринятого целевого объекта. Собака равным образом способна определять то направление, в котором скрылась пища за непрозрачным объектом. Опыты демонстрируют, что такого рода поведение, как правило, может вырабатываться с ходу, т. е. после одного или нескольких немногих восприятий жизненно важного объекта; собака осуществляет свой путь к целевым объектам экономно, часто кратчайшим путем; она запоминает точное местонахождение «целевого» объекта, а не только правильное направление. Она способна запомнить точное местонахождение нескольких таких объектов. В осуществлении правильных решений не играют роли те внешние ориентиры, которые находятся поблизости от целевого

объекта. Наконец, подобного рода целенаправленные реакции часто проявляют себя в виде многократных побежек к определенному месту, даже несмотря на отсутствие подкрепления, т. е. несут некоторый характер неугасаемости. Во всех вышеприведенных опытах условный сигнал играл лишь пусковую роль.

Опыт № 6. Собаку заводят в новую комнату, с которой она раньше не была знакома. В одном из мест этой комнаты, например под шкафом, лежит тарелка с мясом. Попав в новую обстановку, собака ее исследует и, случайно найдя пищу, начинает есть. Экспериментатор сразу же уводит животное из комнаты и убирает миску с пищей. На протяжении двух недель эту собаку по нескольку раз приводили в данную комнату и отпускали у дверей (во всех случаях пищи в комнате не было). Войдя в комнату, животное либо сразу, либо после незначительных поисковых движений направлялось именно к шкафу и пыталось мордой и лапами достать несуществующую тарелку с пищей. При этом собака подолгу обнюхивала данное место. Такое целенаправленное поведение могло проявляться у животного по многу раз на протяжении отмеченного срока (двух недель) при каждом появлении собаки в данной комнате (Беритов, 1934г). Вновь обращает на себя внимание то, что целенаправленное поведение после однократного восприятия места пищи могло многократно проявляться, несмотря на отсутствие подкрепления. Следовательно, в этих условиях «представление о местонахождении пищи» могло сохраняться в течение по крайней мере двух недель после исходного одиночного его восприятия в совершенно новой ситуации и несмотря на многократное осуществление данной побежки без подкрепления.

Опыт № 7. Если у собаки вырабатывается условный пищедобывательный рефлекс на какой-либо сигнал (например, звонок) в виде побежки к какой-либо одной кормушке, то на начальных стадиях выработки условного рефлекса такие целенаправленные побежки наблюдаются и в отсутствии действия условного сигнала (так называемые межсигнальные реакции). По И. С. Бериташвили, эти межсигнальные побежки к «правильной» кормушке также направляются «представлением». Если на этой стадии выработки условного рефлекса кормушку с пищей на виду у животного перенести в новое необычное место комнаты, то на условный сигнал (или даже без него) животное побежит к этому новому месту. Однако если продолжать выработку условного пищедобывательного рефлекса на данное местонахождение кормушки, то после многократных сочетаний «условный сигнал—реакция—пищевое подкрепление из кормушки» наступает автоматизация этого поведения. Теперь условный рефлекс имеет дифференциальный характер; он вызывается не всей обстановкой, а лишь ее некоторыми компонентами — в данном случае только соответствующим условным сигналом (звонком). Перенос кормушки на виду у собаки в новое место комнаты на этой стадии выработанного поведения уже не приводит к такому целенаправленному изменению побежки,

какое наблюдалось на начальных стадиях выработки (Беритов, 1934б, 1934г). Анализ поведения животного на стадии автоматизированного условного пищедобывательного рефлекса показывает, что он всецело протекает по принципу цепного условного рефлекса на комплексный раздражитель (Беритов, Брегадзе, 1929). Следовательно, многократное осуществление одного и того же поведенческого акта в неизменных условиях внешней среды приводит к его автоматизации, т. е. к его осуществлению по жесткой схеме условного рефлекса. Однако если данная внешняя обстановка внезапно и резко изменится, то наступает блокировка автоматизированного поведения; животное, как правило, останавливается на некоторое время, а затем проявляет целенаправленное поведение, но уже по тем схемам, которые проводились выше и которые указывают на регуляцию поведенческого акта согласно «представлению» об обстановке и местонахождению в ней целевых объектов. Следующий опыт иллюстрирует это положение.

Опыт № 8. У собаки в экспериментальной комнате выработано автоматизированное пищедобывательное поведение на звонок к кормушке, находящейся справа от обычного ее положения на стартовой лежанке. Если собаку перенести в некоторое новое место комнаты вместе с лежанкой и уложить там в необычном положении — головой назад, то на звук звонка животное соскочет с лежанки, как обычно, в правом направлении (т. е. как это происходило в автоматизированном акте); однако кормушка теперь находится не справа от собаки, а слева. Поэтому, соскочив с лежанки, животное останавливается на некоторое время (обычно на несколько секунд), после чего разворачивается на 180° и бежит прямо к кормушке. В данном случае блокировка автоматизированного поведения произошла от того, что во время действия условного сигнала (звонка) не было действия определенных компонентов внешней обстановки, входящих в комплекс со звонком, при обычном местонахождении собаки в комнате. Благодаря такому отсутствию обычного комплексного условного сигнала автоматизированное поведение заблокировалось — собака остановилась на несколько секунд. Согласно И. С. Бериташвили, эти несколько секунд требуются на смену программы автоматизированного поведения программой поведения, направляемого «представлением» (Беритов, 1934г).

Опыт № 9. Если собаке дать один раз поесть пищу в каком-либо новом месте экспериментальной комнаты, то, как уже говорилось, она через некоторое время самостоятельно пойдет туда. Если при этом втором посещении она не застанет там пищи, то в течение некоторого короткого времени (несколько минут) она не пойдет туда, даже если ей дать в качестве пускового стимула какой-либо пищевой условный сигнал. Согласно И. С. Бериташвили, это происходит потому, что при посещении пустой кормушки у животного формируется «представление» об отсутствии пищи в этом месте. Однако, как уже указывалось, животное в голодном состоя-

нии может многократно посещать те места, в которых оно лишь раз получало пищу. Эти на первый взгляд противоречащие друг другу факты объясняются И. С. Бериташвили тем, что «представление» об отсутствии пищи в данном месте сохраняется на более короткий срок в памяти животного (не более нескольких минут), чем «представление» о ее наличии в данном месте. Поэтому голодное животное не подходит к тем местам, в которых не оказалось пищи при их посещении, лишь на протяжении нескольких минут, но по прошествии этих интервалов времени оно обязательно посетит те же места благодаря репродукции «представления» о наличии там пищи (Беритов, 1934г).

Опыт № 10. На равном расстоянии от стартовой лежанки симметрично расположены две прикрытые ширмами кормушки; в одной из них находится кусочек мяса, тогда как в другой — кусочек хлеба. Собаку подводят к кормушкам и показывают в одной из них хлеб, в другой мясо, после чего отводят на лежанку. Через некоторое время дают пищевой условный сигнал. Как правило, животное сперва направляется к той кормушке, в которой находится мясо, а затем уже к той, в которой находится хлеб. Это указывает на то, что в «представлениях» животного отражаются качественные характеристики пищи (Беритов, 1935б).

Аналогичные опыты были проведены и для выяснения вопроса о сохранении в «представлениях» собаки большего или меньшего количества ранее показанной пищи. Опыты ясно показали, что «представление» отображает и эту количественную характеристику внешнего объекта (Беритов, 1935б).

Следует отметить, что сходные опыты с собаками примерно в то же самое время проводились независимо от И. С. Бериташвили голландским исследователем поведения животных Байтендайком (Buytendijk, 1935), который получил фактически такие же результаты, как И. С. Бериташвили, но дал им иную интерпретацию, апеллирующую к инсайту по Кёлеру. Интересно, что много лет спустя, рассматривая проблему инсайта, известный английский нейропсихолог Зангвилл (Zangwill, 1976) пришел к выводу, что инсайт есть не что иное, как поведение, регулируемое зрительными представлениями.

Для объяснения результатов всех этих опытов И. С. Бериташвили предложил концепцию психонервного поведения[1] как высшей формы индивидуально-приобретенного поведения животных. Данный тип поведения регулируется целостным «представлением» о той внешней среде, в которой находится животное и в которой протекают его поведенческие акты. В этом «представлении» отражены все те предметы внешней среды, которые имеют существенное значение для организации поведения, например стены комнат, вдоль которых бежит собака; двери, через которые она входит

---

[1] Основные положения этой концепции впервые были изложены И. С. Беритовым в предисловии к его монографии «Индивидуально-приобретенная деятельность центральной нервной системы». Тифлис, 1932. 470 с.

и выходит; шкафы, столы, кормушки и прикрывающие их ширмы; различные преграды и проходы; предметы, на которых собака лежит, или предметы, из которых она получает пищу; люди, ухаживающие за ней и проводящие с ней эксперименты — словом, все те объекты внешнего мира, которые имеют какую-либо связь с биологически важными состояниями животного — с его кормлением, самозащитой или размножением (Беритов, 1935а, 1935в). Мы специально подчеркиваем этим обширным перечислением детализованный и масштабный характер тех «представлений», которые должны формироваться у собаки для того, чтобы она оказалась способной к решению вышеприведенных поведенческих задач.

Хотелось бы подчеркнуть существование по меньшей мере глубокой аналогии между этой концепцией И. С. Бериташвили и современными концепциями «когнитивных (познавательных) карт» (Nadel, O'Keefe, 1974; O'Keefe, Nadel, 1978; Olton, 1979). Эта аналогия касается, как теперь можно видеть ретроспективно, не только разнообразия средовых компонент, отображаемых подобными «картами-представлениями», но и генеза (происхождения) этих карт. В самом деле, согласно И. С. Бериташвили, эти целостные «представления» о среде животным приобретаются при его первом же попадании в данную среду, в процессе ее активного ориентировочно-исследовательского освоения (Беритов, 1957, 1961). Согласно современным представления зарубежных исследователей, «когнитивные карты» у животных подобным же образом формируются в процессе их ознакомления с внешней ситуацией, т. е. в процессе ориентировочно-исследовательского освоения этой ситуации (O'Keefe, Conway, 1978; O'Keefe, 1983). К сожалению, западные исследователи при рассмотрении концепции «познавательных карт», как правило, апеллируют только лишь к представлениям Толмэна, впервые введшего в обиход сам этот термин и поставившего ряд остроумных экспериментов для обоснования своих антибихевиористских концепций в 1946—1948 гг. (Tolman et al., 1946а; Tolman, 1948).

Следует отметить, что представления Толмэна в основном касались пространственных аспектов внешней ситуации и их отображений в «познавательной карте»; познавательному отображению самих объектов в его концепциях отводилась значительно меньшая роль. Кроме того, эта концепция «познавательной карты» была статичной, так сказать, негенетичной, не говоря уже об отсутствии сколько-нибудь серьезных попыток ее нейрофизиологического (а не поведенческого) обоснования. По-видимому, именно эти недостатки первоначальной концепции «познавательных карт» и вызвали в последнее время острый интерес зарубежных исследователей, предпринимающих серьезные попытки ее модификации как в сторону большего генетического динамизма, так и в сторону большего заполнения нейрофизиологическим содержанием (Hill, 1978; Olton et al., 1978; O'Keefe, 1983).

Между тем И. С. Бериташвили с самого же начала пытался дать психонервному поведению и регулирующим его «представле-

ниям» определенное нейрофизиологическое и нейроструктурное объяснение, в полном согласии с методологическими установками И. П. Павлова (Павлов И. П., 1949а). В частности, в уже упомянутых классических 10 сообщениях об индивидуальном поведении собаки им было высказано предположение, что нервным реализатором «представления» служит сложная корковая нейронная сеть, включающая три компонента: во-первых, нейронные комплексы проекционных сенсорных участков коры; во-вторых, нейронные системы моторных участков коры, осуществляющих двигательные реакции (включая ориентировочные движения глаз и головы); в-третьих, нейронные системы так называемых ассоциативных областей коры. Согласно его представлениям тех лет, субъективно-психическая модальность восприятий и представлений обусловлена деятельностью так называемых психогенных клеток именно первичных проекционных участков коры. Возбуждение остальных нейронных систем (двигательных и ассоциативных) не приводит само по себе к возникновению субъективных психических переживаний; возбуждение системы нейронов в ассоциативных областях коры является, с одной стороны, лишь фактором интеграции, т. е. объединения психогенных элементов первичных проекционных корковых зон между собой, а с другой стороны, оно служит объединению этих нейронных комплексов с нейронными комплексами, производящими внешние двигательные акты животного (Беритов, 1935а, 1935б, 1935в). В дальнейшем основная работа И. С. Бериташвили шла именно в направлении уточнения, большей конкретизации и фактологического обоснования этих исходных взглядов на нейрофизиологические и нейроструктурные основы целостных «представлений», регулирующих психонервное поведение (Беритов, 1957, 1961, 1969). Не будем, однако, вдаваться в более детальное рассмотрение этих интригующих вопросов о тонком устройстве нейронных реализаторов целостных «представлений» («когнитивных карт»). Хотелось бы лишь отметить чрезвычайно большое сходство их (в современном варианте — Беритов, 1969) с представлениями Конорского (Konorski, 1970) относительно нейронных механизмов восприятий и представлений (гипотеза так называемых гностических корковых полей и гностических нейронов).

Кроме уже упомянутой и кратно рассмотренной аналогии между понятиями «представление» и «познавательная карта», хотелось бы остановиться и на другой аналогии. Мы имеем в виду оригинальную концепцию Л. В. Крушинского и его сотрудников относительно так называемых экстраполяционных рефлексов у животных (Крушинский и др., 1966; Крушинский, 1977). При использовании оригинальной методики авторам удалось доказать, что животные из самых различных систематических таксонов способны решать задачу экстраполяции: если пища на виду у них перемещается в определенном направлении, а затем скрывается за непрозрачной ширмой, животные оказываются способными совершать правильную побежку в том направлении, в котором

скрылась пища, и даже достаточно точно локализовать ее возможное будущее местоположение. Нам представляется, что эта способность животных имела место и в некоторых из тех вышеприведенных опытах И. С. Бериташвили, в которых животное (собака) проявляла целенаправленно точную побежку к тому месту под окном экспериментальной комнаты, куда упал кусок мяса (Баритов, 1934в). Ведь находящемуся в комнате животному у окна показывали пищу и затем выбрасывали ее за окно, т. е. имело место зрительное восприятие пищи и начального отрезка ее движения при выбрасывании. Всю дальнейшую «судьбу» пищи собака могла «рассчитать» лишь на основе экстраполяции того же рода, какая, должно быть, имеется в опытах Л. В. Крушинского. Примечательно, что, как и И. С. Бериташвили относительно психонервного поведения, Л. В. Крушинский также подчеркивает, что экстраполяционный рефлекс проявляется после однократной экспозиции движущегося пищевого стимула. Другой вопрос, каков механизм экстраполяционного рефлекса. Л. В. Крушинский не считал возможным рассматривать его в качестве поведения, детерминированного «представлением»; по его мнению (которое в этом отношении ближе к уже упоминавшимся мнениям Байтендайка и Кёлера), в этом поведенческом акте проявляется способность животных к элементарной рассудочной деятельности (Крушинский, 1977). Однако хотелось бы отметить, что, с нашей точки зрения, это важное понятие пока что эксплицировано намного хуже (как на логическом, так и на нейрофизиологическом уровнях), чем понятие «представление», в особенности учитывая последние работы психологов по так называемому мысленному вращению объектов (см. ниже). Поэтому нам кажется заслуживающей внимания какая-либо будущая попытка переинтерпретации явлений типа экстраполяционного рефлекса с точки зрения современных теорий о мыслительных движениях и поворотах (см. подраздел «Образы и мысленное вращение объектов у человека»). Между прочим к подобной мысли склоняет и ряд других соображений. Дело в том, что имеются серьезные основания рассматривать один из популярных нейропсихологических тестов — так называемый тест пространственной отсроченной реакции — в качестве теста на наличие у животных «представлений» (Rosenkilde, 1983) (см. ниже). С другой стороны, в настоящее время не вызывает никаких сомнений, что сильное нарушение этого теста возникает при двусторонних поражениях дорсолатеральной префронтальной коры, а также тесно связанных с ней структур (Konorski, 1970; Айвазашвили, 1974; Rosenkilde, 1979; Нанейшвили, 1985; Натишвили, 1986). В то же время О. С. Адриановым с сотрудниками (Адрианов, Молодкина, 1972; Адрианов и др., 1986) было убедительно показано, что подобные неокортикальные поражения приводят к сильным дефицитам экстраполяционных рефлексов, в особенности при усложненном варианте их тестирования (когда задача на экстраполяцию комбинируется с задачей на «обходной путь» разной степени сложности).

Согласно данным множества исследователей, если животное (например, крысу) помещают в некоторую экспериментальную ситуацию (например, лабиринт) и предоставляют ему полную свободу действий, то в ходе ориентировочно-исследовательского освоения этой ситуации животное приобретает определенное «знание» относительно ее характерной пространственной конфигурации, а также относительно характерных особенностей расположенных в ней различных объектов. Существенно, что это «знание» может приобретаться: а) в отсутствие каких-либо явных подкреплений и б) в отсутствие каких-либо мотиваций, кроме ориентировочно-исследовательской; эту форму обучения выделяют в качестве особой, именуемой латентным обучением (Dember, 1956; Hinde, 1975; Dewsbury, 1981). Нельзя не увидеть глубокую связь между концепциями латентного обучения и формирования целостных «представлений» о среде по И. С. Бериташвили.

С другой стороны, в более формальных лабораторных исследованиях показано, что угашение простого ориентировочного рефлекса представляет собой формирование так называемой нервной модели стимула, т. е. определенного следа памяти (Соколов, 1969; Виноградова, 1975). Было бы интересно провести сравнительный анализ нервной модели стимула, латентного обучения и «представления»; имеется ли здесь континуум непрерывных переходов или же качественный разрыв?

В заключение этого краткого рассмотрения истоков и сути представлений И. С. Бериташвили о психонервном поведении животных хотелось бы подчеркнуть следующий момент. Обычно экспериментаторы и теоретики процессов обучения у животных часто игнорируют те ранние этапы развития процессов обучения, на которых, по-видимому, и происходят наиболее сложные и интересные явления программирования индивидуально-приобретаемого поведенческого акта. Внимание чаще сосредоточивается на формальных исследованиях некоторых параметров уже выработанных, т. е. хорошо запрограммированных поведенческих актов. Явным или неявным образом предполагается, что само программирование нового акта происходит по методу проб и ошибок, с обязательным направляющим участием феномена подкрепления. Сейчас, однако, вполне ясно, что обучение по такому методу вряд ли может вообще происходить, ибо возникающее при этом «дерево возможностей» столь велико, что процесс типа случайного отбора не может обеспечить выбор оптимального поведения за разумно приемлемый промежуток времени (Miller et al., 1965; Minsky, 1978). Интересно, что та же самая проблема явилась в свое время камнем преткновения для механистически понимаемых представлений о дарвиновской эволюции. Авторы рассматривали этот процесс с точки зрения действия «сита» естественного отбора на поток стохастически мутировавших генов, «сыпящихся» из популяционных «мешков». Было показано, что подобная модель эволюции (т. е. филогенетического обучения) не может работать даже в масштабах геологических времен (Waddington, 1970b).

Отбор действует не на «мешок» генов, а на фенотипы и «эпигенетические ландшафты», внутренняя гомеостатическая организация которых представляет собой сложную систему даже в пределах индивида, не говоря уже о популяционном уровне (Шмальгаузен, 1960; Waddington, 1970b).

Равным образом, по представлениям И. С. Бериташвили, животное не начинает процесс обучения «с нуля» и не двигается в ходе своего обучения в кибернетическом лабиринте «дерева возможных проб и ошибок»; на основе первого же знакомства со средой оно вырабатывает определенные «представления» («гипотезы») об ее организации и использует их in statu nascendi в качестве поведенческих тактик взаимодействия со средой с целью проверки, корректировки и дальнейшего их усовершенствования. Все это, по-видимому, и составляет тот уровень эвристической деятельности мозга в новых ситуациях, который прогрессивно развивается в ходе эволюции и на основе которого формируются (в случае достаточно пространственно-временно́й стабилизации) жесткие условнорефлекторные программы автоматизированного поведения. Любопытно, что в свое время наиболее веские возражения бихевиористическая теория проб и ошибок встретила со стороны Кречевского (Krechevsky, 1932), впервые предложившего рассматривать начальные этапы обучения в новых ситуациях с точки зрения проверки «гипотез», формируемых мозгом при знакомстве животного с новой внешней средой. О'Кифи (O'Keefe, 1983), один из авторов современной версии «познавательной карты» и активный исследователь ее нейронного обеспечения, прямо указывает на то, что концепция «познавательной карты» всего лишь частный случай «теории гипотез» Кречевского. С другой стороны, в настоящее время интенсивно разрабатываются представления о «тактиках» поведения» животных; такие представления формируются мультидисциплинарно — математиками, психологами и нейрофизиологами (Цетлин, 1969; Поспелов, Пушкин, 1972; Arbib, 1976, Minsky, 1978; Анохин, 1980). В целом подобный сдвиг в интересах исследователей мозга вполне соответствует современной тенденции, прослеживающейся в работах по «искусственному интеллекту», — искать новые правила проектирования эвристических программ на более «натуральных» языках достаточно высокого уровня абстракций (Lenat, 1984; Winograd, 1984).

Следует, однако, заметить, что сам И. С. Бериташвили использовал термин «представление» для характеристики вышеприведенных форм поведения с некоторыми оговорками, сделанными им в явной форме в 1934 г.: «Мы пользуемся психологическим термином „представление". Но этим мы обозначаем не только субъективные переживания, психические явления, которые выражают собой воспроизведение бывших переживаний, как это принято у психологов-субъективистов, но и тот материальный процесс, который лежит в основе субъективных переживаний и вызывает наравне с последними определенный внешний эффект. Я уверен, что на данном этапе развития науки о поведении употребление чисто психо-

логического термина сулит нам немало недоразумений, ибо для одних термин представление, несмотря на данное пояснение, все-таки будет оставаться психологическим по своему содержанию, а для других, наоборот, это будет обозначать превращение психических явлений в чисто материальный процесс. . . Возможно, что в будущем отыщется более подходящий термин, но в настоящее время, мне кажется, лучше удовлетворяться термином представление, но с тем содержанием, которое мы ему дали. Главным основанием для употребления мною термина представление служит то обстоятельство, что представление животных и человека должно иметь одно и то же происхождение. В обоих случаях мы имеем дело с воспроизведением психонервного процесса, который уже раз был вызван внешней средой» (Бериташвили, 1975, с. 393).

Как известно, в дальнейшем И. С. Бериташвили счел нужным несколько сузить использованную им терминологию, в связи с чем вместо термина «представление» стал использовать термин «образ». Исходя из последней части приведенной цитаты, нам кажется целесообразным начать обсуждение явлений образной памяти с человека, ибо наиболее прямые данные относительно образов нам дает собственная интроспекция. С другой стороны, нет оснований не принимать в расчет точку зрения Конорского, считающего не только возможным, но даже целесообразным привлечение данных интероспекции для характеристики некоторых процессов интегративной деятельности мозга. В связи с такой методологией хотелось бы привести блестящее высказывание П. К. Анохина, данное в предисловии к известной монографии Конорского: «Эволюция „трудилась“ сотни миллионов лет, чтобы наградить высших животных способностью субъективно отражать объективный мир, и потому нейрофизиолог, отбрасывающий субъективное как ненужный эпифеномен, значительно ограничивает свои возможности для достижения конечной цели».[1] В то же время вполне очевидно, что некритическое использование только фактов интроспекции без серьезных попыток их объективации в поведенческом эксперименте (Pribram, 1975) и без попыток их объяснения на основе деятельности определенных нейрофизиологических и нейроструктурных механизмов («реализаторов») не может рассматриваться с современной точки зрения в качестве серьезных попыток проникновения в деятельность психического.

Переходя к следующему разделу рассмотрения проблемы психонервного поведения и роли образа в детерминации поведения, нам представляется целесообразным в первую очередь обратиться к данным современной экспериментальной психологии; ведь очевидно, что именно у человека должны проявляться наиболее выпукло те стороны психонервного поведения, которые были выявлены И. С. Бериташвили на животных, причем благодаря существованию второй сигнальной системы человек способен сообщать

---

[1] Предисловие редактора русского перевода книги Ю. Конорского «Интегративная деятельность мозга». М., 1970, с. 6.

о данных собственной интроспекции более прямо, нежели это можно установить на животном с помощью самым хитроумным образом продуманной системы поведенческих тестов; с другой стороны, И. П. Павлов не раз подчеркивал, что уровень первой сигнальной системы отображения мира, или уровень образного его видения, у нас с высшими животными в существенных своих чертах весьма схож (Павлов, 1949б). Современная экспериментальная психология накопила немало интересных данных относительно образного кодирования внешнего мира, и среди этих данных несомненно одно из первых мест принадлежит работам по так называемому мысленному вращению образов. Дабы не потерять своеобразной генетической связи с только что изложенными пионерскими представлениями И. С. Бериташвили, хотелось бы привести мнение одного из активных исследователей феномена мысленного вращения у человека (Cooper, Shepard, 1985, с. 58): «Один из авторов статьи был свидетелем того, как овчарка доставала длинную палку, переброшенную через забор, в котором отсутствовала вертикальная доска. Происходило это следующим образом. Собака проникла в щель, схватила в зубы палку и, повернувшись, двинулась назад к отверстию. В последний момент она вдруг остановилась и после некоторой паузы повернула голову на 90°. Держа палку в таком положении, она свободно пролезла через щель в заборе. Надо полагать, что операция «обдумывания» во время паузы носила в голове собаки невербальный характер. Возникает вопрос: не заключалась ли эта операция в мысленном вращении?»

Образы и мысленное вращение объектов у человека. Еще Пиаже и Инельдер при изучении развития познавательных процессов у детей использовали задачи, включающие фактор мысленного вращения (МВ) объектов, например в тех случаях, когда требовалось мысленно представить сцену с различных точек зрения, имевших различную пространственную перспективу; при этом они отметили трудность этой операции, ибо к ней оказались способны лишь дети 7—8-летнего возраста. Небезынтересно и то, что способность к МВ, по-видимому, продолжает развиваться впоследствии, ибо у взрослых оно производится по крайней мере в два раза быстрее, чем у детей этого возраста (Piaget, Inhelder, 1971). Однако первое систематическое исследование феномена МВ в связи с проблемой так называемой образной репрезентации внешнего мира было выполнено Шепардом с сотрудниками (Shepard, Metzler, 1971; Shepard, 1984).

Рассмотрим те из их многочисленных экспериментов, которые имеют принципиальное значение в контексте рассматриваемой нами проблемы.

I. Испытуемому в тахистоскопе предъявляются наборы пар рисунков трехмерных объектов, различающихся своей ориентацией (повернутых относительно друг друга на определенный угол), причем входящие в пары объекты являются либо идентичными друг другу, либо зеркальными копиями. Испытуемые должны были решить для каждой из случайно предъявлявшихся пар,

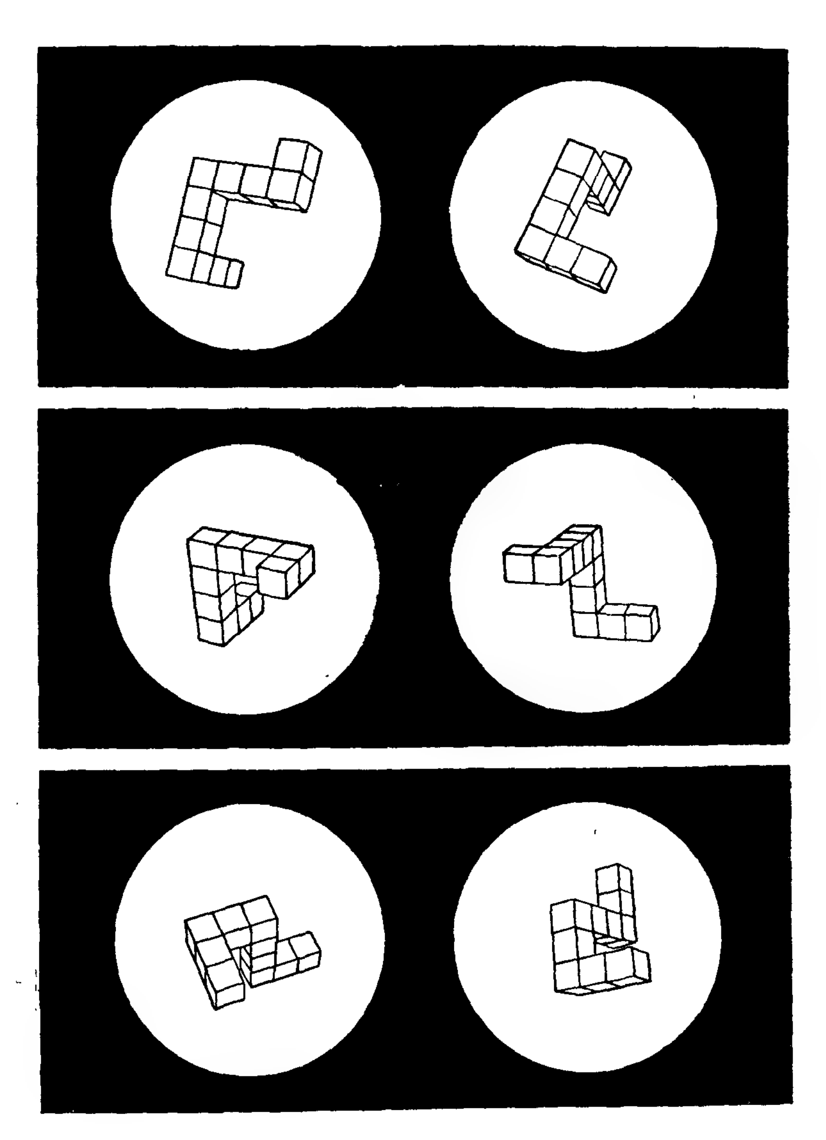


Рис. 109. Пары изображений пространственных объектов, предъявляемые испытуемым в опытах по мысленному вращению объектов (по: Cooper, Shepard, 1985).

Верхняя пара — идентичные объекты, повернутые относительно друг друга в плоскости экрана. *Средняя пара* — идентичные объекты, повернутые относительно друг друга в трех измерениях. *Нижняя пара* — энантиоморфные (зеркальные) конфигурации одного и того же объекта. Испытуемые должны установить, какие пары являются идентичными изображениями одного и того же объекта, а в каких использованы зеркальные конфигурации данного объекта.

являются ли ее члены идентичными или же зеркальными копиями. При этом измерялось время, необходимое для принятия решения (время реакции). Оказалось, что время реакции линейно возрастает с увеличением угла, на который один из элементов пары повернут относительно другого (рис. 109 и 110). Отсюда было заклю-

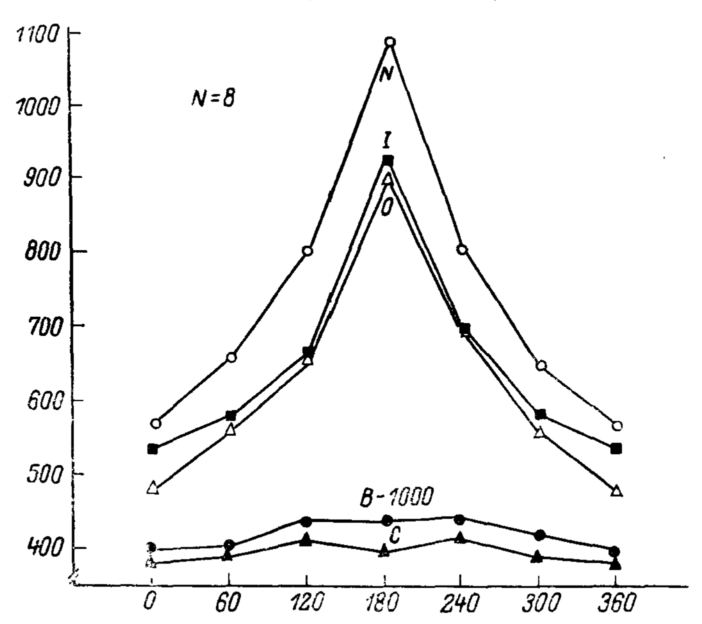


Рис. 110. Зависимость времени реакции, требуемого для решения вопроса о нормальности или зеркальности предъявляемой фигуры, от угла ее поворота (по: Cooper, Shepard, 1973).

По оси абсцисс — угол поворота фигуры по отношению к ее вертикальной ориентации; *по оси ординат* — время реакции, мс. *Кривая N* получена в условиях отсутствия у испытуемых какой-либо предварительной информации относительно как нормальности—зеркальности фигуры, так и ее ориентации. *Кривая I* получена в условиях отсутствия у испытуемых какой-либо предварительной информации относительно ориентации фигуры, но при наличии подобной информации относительно нормальности—зеркальности фигуры. *Кривая O* получена в условиях отсутствия у испытуемых какой-либо предварительной информации относительно нормальности—зеркальности фигуры, но при наличии информации относильно ее ориентации. *В нижней части рисунка* представлены графики для тех случаев, когда испытуемые были предварительно информированы относительно как идентичности предъявляемых фигур, так и их ориентации (*кривые B-1000* и *C*). В последнем случае мысленного вращения фигуры, очевидно, не требуется.

чено, что для решения этой задачи испытуемый производит МВ одного из элементов пары до геометрического его совмещения со вторым, после чего и следует решение об идентичности—неидентичности предъявленных объектов. Интроспективный отчет испытуемых полностью соответствовал такому заключению (Cooper, Shepard, 1985).

II. Испытуемому предъявляется один из нескольких рисунков, среди которых имеются как идентичные, так и зеркальные копии. Рисунок предъявляется в разной угловой ориентации. Остальные параметры задачи те же, что и в предыдущем опыте, — т. е.

от испытуемого требуется решить, является ли данная фигура нормальной или зеркальной. В качестве рисунков использовался хорошо знакомый испытуемым материал типа чисел или букв алфавита. В этих опытах вновь было получено линейное возрастание времени реакции в зависимости от угла поворота фигуры по отношению к ее нормальной вертикальной ориентации (т. е. своеобразному эталону, хранящемуся в памяти): чем больше было угловое отклонение актуально показываемой фигуры от нормального эталона, тем больше времени требовалось для принятия решения относительно идентичности или зеркальности фигуры. Исследователи вновь пришли к выводу, что такая линейная зависимость времени реакции от угла поворота показанной фигуры, относительно хранящейся в памяти эталонной фигуры, указывает на то, что человек производит МВ для совмещения показанной фигуры с образом нормальной. И вновь интроспективные отчеты испытуемых указывали именно на наличие МВ. Из этих опытов была выведена скорость МВ; она оказалась порядка 400 градусов/с, что в 6 раз превышает скорость МВ, полученную в опыте с парами фигур (Cooper, Shepard, 1973).

III. Было показано, что МВ происходит в некотором репрезентационном пространстве, а не на сетчатом пространстве, ибо кривая зависимости времени решения от угловой ориентации сравниваемых фигур не изменялась, если опыт проводился с испытуемыми, голова которых была наклонена влево или вправо на 66° от гравитационной вертикали (Corballis et al., 1976). Можно сказать, что МВ происходит в системе отсчета, связанной с «познавательной картой», сформированной у испытуемого на основе перцептивного опыта. Любопытно, что МВ может проявляться у слепых или у нормально испытуемых с экспериментально выключаемым зрением в отношении тактильно воспринимаемых форм (Corballis, 1982).

IV. В работе Купера и Шепарда (Cooper, Shepard, 1973) особое внимание обращено на взаимодействие между образом актуально воспринимаемой фигуры и образом памяти на эту же фигуру в ее нормальном или зеркальном положении, ибо, как уже указывалось, последняя испытуемому актуально не предъявляется (II опыт). Оказалось, что если испытуемый заранее информирован, какой должна быть эталонная фигура — нормальной или зеркальной и в какой конкретной ориентации, то функция времени реакции сразу же сглаживается (рис. 110) (Cooper, Shepard, 1973). По-видимому, получив подобную инструкцию, испытуемый осуществляет предварительное МВ образа памяти, благодаря чему он оказывается способным к моментальному решению задачи идентичности—неидентичности фигур. Если же ему предварительно сообщается информация либо только об ориентации эталонной фигуры, либо только о ее характере (нормальная, зеркальная), то кривая времени реакции существенно не меняется (рис. 110). Первый факт указывает на важнейшую функцию образов — с их помощью люди способны подготовиться к полноценному восприя-

тию актуально действующих стимулов (так называемая антиципаторная роль образов в перцепции — Corballis, 1982), тогда как второй факт указывает на неспособность людей произвольно поворачивать ту систему отсчета, с которой скреплена «познавательная карта» среды. Благодаря этому в последнем случае им приходится прибегать к МВ показываемой фигуры.

V. Испытуемым предварительно сообщали, какое положение должен занять объект при его МВ, а затем предъявляли этот объект в заданном положении, но с небольшими локальными искажениями формы, размеров или каких-либо других признаков (зеркальные отражения объекта при этих опытах не использовались). Оказалось, что испытуемые способны обнаруживать даже самые тонкие и незначительные отклонения от формы ранее показанных объектов. Следовательно, в процессе МВ сохраняется значительная доля образной информации об объекте, т. е. образы памяти несут полную информацию об отображаемых объектах (Cooper, Podgorny, 1976).

VI. Испытуемым предварительно показывали множество из 8 многоугольников и их зеркальных копий, причем фигуры различались как по форме, так и по количеству вершин многоугольников (т. е. по их сложности). После этого испытуемому предъявлялся один из этих многоугольников, либо в своей исходной ориентации, либо повернутым на 60°, или на кратный этому угол. Предлагалось определить, какой вариант многоугольника предъявлен — нормальный или зеркальный. В этом случае актуально воспринимаемый объект должен был сравниваться с образом памяти относительно эталонного многоугольника. Оказалось, что эту задачу испытуемый решает методом МВ, ибо время реакции опять-таки было пропорционально углу поворота предъявляемой фигуры относительно хранящегося в памяти эталона. Существенно, что наклон функции времени реакции не зависел от количества вершин в прямоугольниках, т. е. скорость МВ была одной и той же для многоугольников различной сложности — от 6-вершинных до 24-вершинных (Cooper, Podgorny, 1976). Отсюда следует, что при МВ образ поворачивается в целом, так сказать, глобально, а не по частям.

VII. Испытуемому на некоторое время предъявляется один из 8 хорошо знакомых ему многоугольников, а затем дается инструкция мысленно вращать образ на определенный угол, т. е. устанавливать образ памяти в определенную ориентацию. После этого ему предъявляли в той же ориентации либо тот же многоугольник, либо его зеркальную копию. Вновь была получена линейная функция МВ — время реакции было пропорциональным углу, на который должен был быть повернут образ памяти относительно исходно показанной фигуры. Эти данные вновь подтверждают, что испытуемые способны к МВ образов ранее воспринятых объектов.

VIII. Испытуемому показывается пустой круг, и его просят произвести внутри него МВ памятного образа определенного много-

угольника с привычной для него скоростью. Через некоторое время испытуемому показывают на экране данный многоугольник либо его зеркальную копию в той ориентации, которая ожидается экспериментатором. В других случаях изображение фигуры предъявляется не в ожидаемой ориентации, а в преднамеренно выбранных ориентациях, не соответствующих характерной для данного испытуемого скорости МВ. Опыты показали, что в первом случае время реакции незначительно и одинаково для всех значений углов, под которыми предъявлялось изображение. Очевидно, так могло происходить лишь потому, что предъявлявшиеся под разными углами реальные многоугольники соответствовали тем образам, которые генерировались испытуемым при МВ. С другой стороны, когда реальное изображение показывалось преднамеренно повернутым относительно того положения, в котором его должен был мысленно представлять испытуемый, время реакции возрастало пропорционально разности углов поворота воображаемого образа и предъявляемого реально объекта (Cooper, Shepard, 1985). Эти опыты демонстрируют факт непрерывности МВ образа памяти, без его исчезновения на каких-либо промежуточных этапах.

Опыты Шепарда с сотрудниками по МВ поставили ряд фундаментальных вопросов относительно информационной природы образов, т. е. относительно различных форм репрезентации внешнего мира психическими процессами. Интуитивно, в особенности из интроспективного опыта, достаточно ясно, что образное представление объекта резко отличается от его представления в виде некоторого набора дискретных символов, т. е. от так называемого пропозиционального (цифрового, логического) представления. В самом деле, один и тот же объект можно просто «увидеть» в виде образа-восприятия или же его можно описать словесно в виде определенного набора слов, т. е. в некотором дискретном алфавите (Paivio, 1971). Последнее представление и будет пропозициональным; оно легко перекодируется в двоичный код компьютеров, которые пока что способны оперировать лишь подобными пропозициональными представлениями внешнего мира (Anderson, 1978). Можно думать, что именно пропозициональные представления лежат в основе вербального поведения и в основе логико-математических систем. Образное представление объекта имеет более картинный характер и субъективно переживается в виде некоторой симультанно (одновременно) заданной целостности, подчеркивавшейся в свое время еще представителями гештальт-психологии; наоборот, пропозициональные представления имеют выраженный секвенциальный (последовательный) характер, что проявляется, в частности, в линейности программ ДНК или компьютеров. Образное представление реальности можно также назвать аналоговым представлением, ибо в вычислительной технике аналоговые представления являются именно образами, картинками объекта, тогда как пропозициональные представления являются цифровыми представлениями. Например, голографическая память и опти-

ческие процессоры являются аналоговыми системами, тогда как представление информации в машинной памяти в виде матрицы триггеров, находящихся в состоянии «0» или «1», является типичным цифровым; равным образом цифровыми являются процессоры, последовательно перерабатывающие в цифровом коде эту информацию.

В настоящее время предпринимаются попытки построения компьютеров по принципам аналоговой обработки информации, представленной в виде голографических картинок (Schaefer, Strong, 1977; Денисюк, 1981). Глубокая аналогия между образным представлением внешнего мира в ЦНС и аналоговыми системами обработки информации в технических системах (в особенности голографических) привлекала и привлекает пристальное внимание математиков, физиков и нейропсихологов (Neumann, 1960; Pribram, 1975; Денисюк, 1981).

Можно думать, что если фигуры в опытах с МВ представлены в аналоговой (образной) форме, то скорость МВ не должна зависеть от того, насколько сложны, насколько многокомпонентны сравниваемые фигуры; с другой стороны, если в этих опытах фигуры представлены пропозициональным кодом, тогда скорость МВ должна быть тем меньше, чем сложнее эти фигуры. Экспериментально было показано, что скорость МВ существенно не изменяется в зависимости от того, какие фигуры — сложные или простые многоугольники — используются для сравнения (Shepard, 1984). По-видимому, при МВ фигура представляется в аналоговой форме, т. е. целостно, что хорошо совпадает с интроспективными отчетами испытуемых. Тем не менее имеются и другие точки зрения, согласно которым мысленные представления фигур, над которыми производятся МВ, являются скорее пропозициональными, чем аналоговыми (Pylyshyn, 1979). Нам представляется, однако, что эта последняя точка зрения экспериментально обоснована гораздо в меньшей степени, чем первая.

Согласно Шепарду, не только образы объектов, но и само МВ представляет собой аналоговый процесс, т. е. такой процесс, при котором субъективный образ претерпевает непрерывное во времени вращение в общем контексте «познавательной пространственной карты», имеющейся у данного индивида. Интроспективно это самоочевидно, и именно так описывают этот процесс сами испытуемые. Можно сказать, что в процессе вращения образ не затухает в некоторые моменты времени, а как бы непрерывно находится перед глазами. Альтернативной точкой зрения может являться представление образа в виде некоего набора координат, определяющих его местоположение по отношению к некоторой системе отсчета, и последующем вычислении по определенному алгоритму значений этих координат во все другие моменты времени в процессе вращения (так называемое пропозициональное представление). В пользу аналогового характера МВ прежде всего говорит тот факт, что оно происходит в реальном масштабе времени, т. е. время реакции, требующееся для решения задач Шепарда, совпадает с тем време-

нем, которое требовалось бы для реального физического поворота одной из фигур до ее совмещения с другой, при различных значениях углов между ними. Подобного совпадения не следовало бы ожидать, если бы МВ осуществлялось в результате действия какого-либо одного алгоритма, типа матричного умножения координат фигуры в декартовой системе. Другим аргументом служат данные Шепарда и Джада (Shepard, Judd, 1976): если испытуемым через определенные интервалы времени в чередующемся порядке показывают две разные ориентации одной и той же фигуры, то у них возникает сильное субъективное впечатление ее вращения, т. е. они как бы заполняют пустые промежутки между чередующимися показами двух ориентаций фигуры образами этой фигуры в промежуточной ориентации, что и создает иллюзию вращения. Следовательно, мозговой механизм МВ приспособлен именно к аналоговому процессу непрерывного вращения образа; именно он и создает эту иллюзию вращения. Однако все же имеется и альтернативная точка зрения о пропозициональном характере самого МВ, правда, пока что обоснованная лишь теоретически, но не экспериментально (Pylyshyn, 1979).

В целом можно заключить, что опыты с МВ образов открыли новые пути к объективной верификации наличия у человека наряду со второй сигнальной системой и первой сигнальной системы, в виде конкретных представлений и образов явлений внешнего мира. Была конкретно продемонстрирована явная специфика образного кодирования действительности по сравнению с пропозициональным кодированием той же действительности.

Нейропсихологические данные относительно системы образного кодирования у человека. В настоящее время вряд ли может вызывать серьезные сомнения тезис о том, что зрительно-пространственные операции в основном связаны с деятельностью правого полушария, тогда как логико-лингвистические операции в большей мере связаны с деятельностью левого (доминантного) полушария (Gazzaniga, 1970; De Renzi, 1978).

В плане выяснения мозговых механизмов образной деятельности интересно, что правое полушарие быстрее идентифицирует повернутые буквы в качестве нормальных или зеркальных копий при их предъявлениях в левом зрительном полуполе, чем в правом (Corballis, 1982). По-видимому, это указывает на то, что правое полушарие легче справляется с задачами МВ образов, чем левое. С другой стороны, в клинико-нейропсихологических исследованиях показано, что больные с поражениями задних отделов коры правого полушария имеют серьезные дефициты на таких задачах, на которых контрольная группа людей (включая группу с аналогичными корковыми поражениями левого полушария) фактически не имеет дефицитов (Ratcliff, 1982). В данном случае речь идет о следующей задаче: показывают инвертированный (т. е. повернутый на 180°) силуэт человека, причем на некоторых из показываемых картинок одна из рук силуэта помечена черным диском; испытуемый должен для каждой из показанных картинок иденти-

фицировать, какая из рук силуэта (правая или левая) содержит метку. Очевидно, что эта задача содержит фактор МВ показываемой картинки, хотя формально данная задача и отличается от задач, использованных Шепардом. Поэтому можно думать, что МВ образов преимущественно связано с задними корковыми областями правого полушария (по крайней мере для зрительно-пространственного гнозиса).

Аналогичные данные о преимущественной роли задних корковых структур правого полушария человека в выполнении задач на так называемые образно-пространственные трансформации были получены в серии систематических нейропсихологических исследований Баттерса с сотрудниками (Butters et al., 1972). В очень четких опытах Сперри было показано, что правое полушарие человека связано с такими геометрическими преобразованиями зрительных образов, которые относятся к группе афинных, проективных и топологических, тогда как обычные преобразования эвклидовой геометрии (так называемые метрические) опосредуются как правым, так и левым полушарием (Franco, Sperry, 1977). Эти результаты представляют особый интерес, ибо метрические преобразования являются типичными количественными, т. е. пропозициональными преобразованиями, тогда как остальные геометрические преобразования имеют в большей степени выраженный аналоговый характер.

Однако следует иметь в виду следующее обстоятельство. При МВ образа мы имеем дело как с симультанными (поворот образа как целостной структуры), так и с сукцессивными процессами — ведь само вращение происходит последовательно во времени. Поэтому можно думать, что в выполнении некоторых из тех трудных задач по МВ, в которых последний фактор представлен в сильной степени, наряду с правым полушарием в выполнении задачи будет участвовать и левое полушарие. В самом деле, при выполнении трудных задач на МВ (например, МВ двумерных изображений трехмерных объектов) наблюдается более сильная активация электроэнцефалограммы левого полушария, чем правого (Corballis, 1982).

В настоящее время имеются весьма интересные нейропсихологические данные, позволяющие утверждать, что используемые в МВ образы не только отображают внешние объекты, но и сами отображены на кортикальном мозговом субстрате каким-то пока еще неизвестным способом. Наиболее поразительные данные были представлены в работе Бизиача и Лузатти, исследовавшими процессы зрительного восприятия и зрительного образного представления у больных с поражениями задних корковых отделов правого полушария (Bisiach, Luzzatti, 1978; Basso et al., 1980). Хорошо известно, что при подобных корковых поражениях проявляется так называемый унилатеральный недостаток, когда объекты и части внешней среды, расположенные в левом полуполе зрения, субъективно не воспринимаются (Ratcliff, 1979). У больных, исследованных Бизиачем и Лузатти, имелся именно этот де-

фицит. Но наиболее поразительно то, что он проявлялся не только в сфере восприятия, но и в образных зрительных представлениях: больного просят зрительно представить себе с некоторой воображаемой точки зрения (т. е. с некоторой точки фиксации) определенную сцену. Оказывается, что в его зрительных представлениях в этом случае отсутствуют те части сцены, которые располагаются в левом воображаемом полуполе зрения (от принятой больным точки фиксации). Если больного попросить представить зрительно ту же сцену с противоположной воображаемой точки зрения, то он теперь прекрасно визуализирует ранее невидимые части сцены и не «видит» те ее части, которые «видел» раньше (теперь, при принятии новой точки зрения, в мысленном воображении эти части располагаются в левом полуполе зрения).

Совершенно ясно, что при образном представлении работает вся та сложная церебральная система, которая работает и при обычном восприятии актуально действующих стимулов внешнего мира. Иначе невозможно объяснить, почему так называемый левосторонний недостаток проявляется как в образах актуального восприятия, так и в образах мысленной визуализации (памяти).

Как уже говорилось, одним из главных моментов нейрофизиологической концепции И. С. Бериташвили относительно механизма образа является предположение о том, что при его репродукции запускается вся та сложнейшая церебральная система, которая обычно проходит в действие при актуальном восприятии внешних объектов (Беритов, 1957, 1961). Различие между этими двумя случаями заключается в том, что при восприятии внешним инициирующим импульсом возникает адекватное возбуждение рецепторов, тогда как при репродукции образа та же мозговая система приходит в возбуждение под влиянием некоторого центрального инициирующего импульса, причиной которого могут быть самые различные явления, чаще всего — восприятие некоторого элемента ранее действовавшего стимула или же некоторого компонента обстановки, в которой происходило восприятие (ассоциативная память) (Kohonen, 1980). Аналогичную точку зрения на существенную схожесть нейродинамических процессов восприятия и представления высказывает Конорский (Konorski, 1970), а также ряд других авторов (Blakemore et al., 1972; Finke, 1980). Данные Бизиача и Лузатти являются весомым нейропсихологическим подтверждением этой точки зрения.

Следует отметить, что имеется различие между упомянутыми концепциями разных авторов, но оно касается в основном деталей возможного нейрофизиологического обеспечения образов восприятия и образов памяти, тогда как принципиальная эквивалентность мозговых систем указанных двух процессов у названных авторов, по-видимому, не вызывает сомнений. В то же время надо отдавать себе отчет, что имеющиеся на сегодня представления о конкретных нейроструктурных и нейрофизиологических механизмах видения образов пока еще носят достаточно спекулятивный характер, хотя и могут обладать определенной эвристической ценностью. И. С. Бе-

риташвили считает, что образы формируются при непременном участии коротокоаксонных звездчатых клеток типа Гольджи II, в изобилии имеющихся в IV слое первичных проекционных корковых областей; возбуждение этих клеток приводит к генерации субъективных ощущений той модальности, в проекционной области которой находятся эти клетки. Аргументация данного пункта концепции весьма косвенная (Беритов, 1961, 1969). Эти сенсорные клетки объединяются системой вставочных и ассоциационных пирамид в сложную нервную сеть циркуляторного характера, имеющую коллатеральные связи как в вертикальном, так и в горизонтальном плане. Первый тип связей позволяет образу выходить на подкорковые эфферентные механизмы ориентировочных движений глаз и головы, благодаря чему образ проявляет двигательную активность, а второй тип связей позволяет образу данной модальности вступать в связь с образами других модальностей, в основном через структуры ассоциативной коры (Беритов, 1961, 1969). В целом эта система взглядов на нейрофизиологическое обеспечение образа принадлежит к классу так называемых моделей клеточных ансамблей по Хеббу (Hebb, 1949). С другой стороны, концепция Конорского о нейрофизиологических механизмах образа (Konorski, 1970) носит ярко выраженный характер детекторных моделей; согласно этой точке зрения, механизмом образа является сложная нейронная сеть, построенная, однако, не по принципу «кругов» (как у И. С. Бериташвили), а по принципу «воронок» — простые клетки Хьюбела—Визеля конвергируют на сложные, последние конвергируют на сверхсложные и т. д. В итоге на выходе такой конусовидной нейронной сети стоит одиночный нейрон, способный детектировать сложнейший стимул, типа, например, лица того или иного человека. Несмотря на некоторое подтверждение этой гипотезы в опытах на приматах (в нижневисочной области неокортекса был найден нейрон, селективно реагирующий на стилизованное изображение руки, — Gross et al., 1972), концепция Конорского пока также не обоснована серьезными и, главное, прямыми экспериментальными данными.

Наконец, имеется гипотеза, альтернативная обоим рассмотренным; согласно этой гипотезе, клетки Хьюбела—Визеля являются не детекторами, а фильтрами пространственных частот, т. е. они могут селективно реагировать на синусоидальные решетки той или иной пространственной частоты и той или иной ориентации, что показано прямыми экспериментами (Глезер и др., 1973). Если использовать известную теорему Фурье для двумерного пространственного случая, тогда нетрудно показать, что любую картинку (изображение) можно разложить по пространственным гармоникам различной частоты. Если же имеются нейронные фильтры для различных пространственных частот (по крайней мере в зрительной системе наличие таких клеток показано экспериментально), то в принципе нетрудно построить нейрофизиологически правдоподобную модель формирования образов (Глезер, 1978). Согласно этой модели, в теоретическом плане опирающейся

на пространственный Фурье-анализ изображений, в формировании полноценного образа внешнего объекта принимают участие нейронные системы, построенные, однако, не по ансамблевому, а по модульному принципу (Szentagotai, Arbib, 1976) нескольких функционально различных неокортикальных областей — проекционной зрительной области, зоны Клэра—Бишопа, нижневисочной области и теменной ассоциативной области. На основе конкретных экспериментальных данных в каждой из перечисленных корковых зон возможно выделение нейронных модулей, осуществляющих определенные операции по переработке зрительной информации и синтетически ведущих в конечном счете к формированию образов восприятий и памяти. В самом деле, сложные рецептивные поля нейронных модулей зрительной проекционной области осуществляют двумерное Фурье-описание определенного участка зрительного пространства (так называемое кусочное Фурье-описание): нейронные модули зоны Клэра—Бишопа выделяют текстуры (участки зрительного пространства, заполненные повторяющимися рисунками); благодаря этой операции они оказываются способными выделять подобразы входного изображения, т. е. те его участки, которые характеризуются одинаковой яркостью, цветом, периодичностью рисунка. Тем самым происходит выделение контуров и границ, имеющих существенное информационное значение для формирования подобразов. Подобразы пересылаются в нижневисочную кору. На основании этой системы подобразов нейронные модули нижневисочной коры строят образы — такие описания изображения, которые инвариантны относительно определенных преобразований внешнего сетчаточного изображения (т. е. в этом случае речь идет не об образе в смысле И. С. Бериташвили, а о паттерне в смысле кибернетической теории распознавания образов; подобный паттерн является скорее схемой образа, чем самим этим образом в смысле И. С. Бериташвили). Эти паттерны направляются из нижневисочной зоны обратно в зрительную проекционную область, где сличаются с актуально действующим зрительным входом — определенным изображением. Роль нейронных модулей теменной коры заключается в том, что они деформируют границы паттернов путем сдвигов, поворотов, смещений до тех пор, пока они не совпадут с конкретной пространственной конфигурацией имеющегося на входе стимула-изображения. При наступлении такого совпадения субъект и видит конкретный внешний объект как таковой, со всеми его характеристиками, в том числе, конечно, и пространственными. Это и есть образ уже в смысле И. С. Бериташвили, образ-восприятие. От него уже можно переходить к образу-памяти, т. е. к представлению.

Эта модель зрительного восприятия и формирования образов ценна тем, что на ее основе можно представить себе, по крайней мере в принципе, процесс МВ образов, не говоря уже о более широком охвате проблемы. Из нее следует, что теменная ассоциативная кора должна играть особо важную роль в подобных транс-

формациях образов. В то же время именно относительно этой корковой зоны, к сожалению, пока что имеется существенный дефицит сведений о характеристиках ее нейронной активности. Тем не менее предполагаемые моделью В. Д. Глезера свойства нейронных модулей теменной коры (так называемые пространственные операторы) находят определенную конкретизацию в последних работах по тонкой экспериментальной характеристике активности нервных клеток этой области. Так, широко известны данные Маунткастла (Mountcastle, 1976) о наличии в теменной ассоциативной коре упорядоченных колонок нейронов, реагирующих лишь на определенную пространственную локализацию тела животного. Было показано, что при изменении положения экстрасигналов по отношению к местонахождению самого животного избирательно возбуждаются определенные миниколонки теменной коры (Hyvärinen, Poranen, 1974; Mountcastle et al., 1975). В целом можно думать, что в мини- и макроколонках теменной ассоциативной области (по крайней мере у обезьян) могут быть представлены пространственные характеристики внешних стимулов: в таком случае определенные участки теменной ассоциативной коры могли бы обеспечивать так называемую константность восприятия пространственных отношений или, другими словами, они могли бы выделять те пространственные инварианты, наличие которых показано в опытах И. С. Бериташвили (1961) и Олтона (Olton, 1979) и которые послужили одним из отправных пунктов для формирования концепции «познавательной карты».

Концепция «познавательной карты» в контексте психонервного поведения. Под познавательным картированием понимается процесс, благодаря которому организм может приобретать некое подобие топографической карты той местности, в которой он обитает. При этом не обязательно сохранение метрических размерностей, но обязательно отображение пространственно-топологических отношений между различными объектами, заполняющими данную местность. Если благодаря подобного рода отображению реальной среды организм оказывается обладающим «познавательной картой», то он обладает пространственно-перцептивной компетентностью, что проявляется прежде всего в способности целенаправленно ориентироваться в данной среде с учетом ее качественно-количественных, пространственно-непространственных аспектов и отношений. «Познавательная карта» при этом понимается не как статический объект, а как динамический, способный к изменениям и уточнениям на основании новой информации, получаемой либо при изменении среды, либо при изменении местонахождения субъекта в ней.

Необходимость для животных в естественных условиях их местообитания иметь некоторую «познавательную карту» окружающей среды становится тривиальным фактом, если к этому вопросу подойти с этологических позиций. В самом деле, например, организация так называемого территориального поведения

со сопряженной функцией так называемого патрулирования возможна лишь при наличии у особей соответствующих способностей к формированию достаточно детальной «познавательной карты» их местообитания. С другой стороны, многие формы так называемого демонстрационного поведения и, в частности, их сигнальные значения для особей того же или других видов эффективны лишь в том случае, если они включены в определенную целостную ситуацию, т. е. для своего опознания требуют наличия «познавательной карты». Равным образом нужна «познавательная карта» и для полноценного течения репродуктивного поведения и т. д. (Manning, 1982; Hinde, 1975; Dewsbury, 1981).

Исторически представление о «познавательной карте» впервые, по-видимому, было в более-менее явной форме сформулировано Толмэном в 1946—1948 гг. (Tolman et al., 1946b; Tolman, 1948). В известной мере этот термин метафоричен, ибо подразумевает сохранение в памяти картиноподобного образа всей пространственной обстановки. Так или иначе, но «познавательная карта» — это некоторое внутреннее, или памятное, представление организма о среде, инвариантно сохраняющее определенные, биологически существенные особенности последней.

Концепция «познавательной карты» получила операциональное определение в экспериментах с противопоставлением так называемого обучения реагированию обучению местонахождения. В этих экспериментах использовался крестообразный эстакадный лабиринт, имевший четыре коридора. В одной серии опытов крыса помещалась в конец нижнего коридора («южный»), тогда как верхний коридор («северный») вообще удалялся либо перекрывался непрозрачной перегородкой. Пища всегда помещалась, например, в левый («западный») коридор. От животного требовалось обучение побежке в этот левый коридор, но не в правый. Как правило, животное быстро (в нескольких пробах) обучается этой задаче до определенного критерия выполнения. После этого следуют пробы на перенос — тестировочные пробы. Убирается нижний («южный») коридор либо он перекрывается непрозрачной перегородкой, тогда как вводится верхний («северный») коридор, в стартовый отсек которого и помещается обученное животное. Если в этих тестировочных пробах животное будет совершать побежки в «западный» коридор, то оно, по определению, будет проявлять обучение местонахождению, а не обучение реагированию. В противном случае, т. е. если в тестировочных пробах переноса животное будет совершать побежки в «восточный» (правый) коридор, то оно будет проявлять обучение реагированию, а не обучение местонахождению. В самом деле, если животное в тестировочных пробах переноса проявляет побежку в тот же коридор, в котором пища находилась при исходном обучении, оно, очевидно, использует для достижения цели совершенно другой набор двигательных реакций, отличный от использовавшихся при обучении; местонахождение цели в этом случае не меняется, являясь пространственным инвариантом, тогда как

средства ее достижения существенно меняются. С другой стороны, во втором случае, местонахождение цели меняется, тогда как паттерн двигательного реагирования остается неизменным. От этих различий и ведут свое начало термины «обучение местонахождению» и «обучение реагированию».

Олтон предложил ряд тестов, довольно отчетливо показывающих способность животных использовать «познавательное картирование» (Olton, Samuelson, 1976; Olton, 1979). Тесты должны ответить на вопрос: способна ли крыса точно локализовать то место ситуации, в котором ею была получена пища —именно конкретное место, а не общее направление, в котором находится данное место. Этот процесс он называет обучением локусу в противоположность обучению направлению. Первый тип научения дает животному информацию о точном месте, т. е. картирует место по отношению к некоторой системе отсчета с замером метрических характеристик этого места по отношению к некоторой системе координат. Тем самым обучение локусу предъявляет бóльшие требования к «познавательному картированию», чем обучение местонахождению в смысле Толмэна, ибо последняя парадигма включает как обучение локусу, так и обучение направлению; в тестах, использовавшихся Толмэном и соавторами (Tolman et al., 1946b), эти два понятия не были разделены экспериментально.

Обучение локусу местонахождения пищи (рис. 111). Имеется некоторое множество идентичных ящиков, соединенных друг с другом коридорами. Между ящиками и коридорами имеются гильотинные дверцы. Черным цветом на рисунке выделены те ящики, которые используются в качестве стартовых. Все остальные ящики являются «целевыми». В середине последних расположены небольшие непрозрачные тарелочки, в которые может помещаться пищевая таблетка. Предварительное обучение: голодную крысу помещают в один из трех стартовых ящиков и поднимают гильотинные дверцы, предоставляя животному выбор между двумя соседними «целевыми» ящиками, из которых один (расположенный центрально) содержит пищу в тарелке, тогда как другой ее не содержит. В день животному дают 5 проб, причем крыса должна выполнять эти пробы с трех разных стартовых мест. Критерий обучения — 20 последовательных безошибочных выборов центрального целевого ящика. Тест переноса навыка: после достижения критерия крыса получает 10 проб на перенос; в этих пробах ее помещают в новый стартовый ящик (четвертый) и выпускают оттуда, подняв гильотинные дверцы, чем предоставляется выбор «правильного» (центрального) «целевого» ящика и «неправильного» (соседнего). В тестах переноса от животного требуется совершение двигательной реакции, никогда ранее им не производимой (побежка к леворасположенному центральному — «правильному» — «целевому» ящику). Следовательно, в тестах на перенос крыса должна совершить выбор, исходя из рассмотрения экспериментальной комнаты и лабиринта в ней с некоторой

совершенно новой точки зрения. Опыты показали, что крысы прекрасно справляются с данным тестом: вероятность правильного реагирования на самой первой пробе переноса равна 0.75, а среднее ее значение по всем 10 пробам переноса — 0.86, что значимо превышает уровень случайного выполнения. Следовательно,

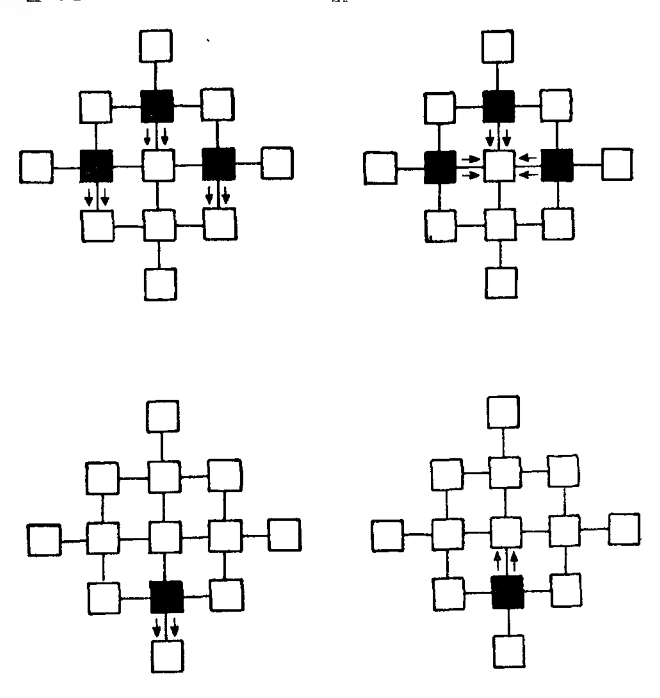


Рис. 111. Схематическое изображение лабиринта, используемого для демонстрации способности крыс к обучению точному местонахождению приманки (по: Olton, 1982).

Квадраты представляют ящики, а *линии между ними* — связывающие коридоры. *Черными квадратами* показаны стартовые ящики, *стрелками* — направления движения животного к «целевому» ящику, содержащему пищу. *В верхней части рисунка* показаны опыты, в которых крыс обучали находить пищу в «целевом» ящике при их побежке с трех разных стартовых ящиков (*левая часть рисунка*). *В верхней правой части* показан тест на перенос обучения: крыса помещается в новый стартовый ящик, в котором она никогда не была на этапе обучения (*черный квадрат*); правильная реакция должна заключаться в побежке к тому же самому «целевому» ящику, что и на стадии обучения. *В нижнем левом углу рисунка* дана схема опыта, в котором крыс обучали побежке всегда в одном и том же направлении к «целевым» ящикам. *В нижнем правом углу рисунка* показан тест на перенос обучения: крыса помещается в новый стартовый ящик, в котором она никогда не была на этапе обучения (*черный квадрат*); правильная реакция должна заключаться в побежке в том же направлении, что и на стадии обучения.

крысы способны запоминать точное местонахождение пищи в данной ситуации независимо от исходной стартовой точки, с которой совершается побежка. Этот результат, очевидно, повторяет результаты тех опытов, которые были представлены с теми же заключениями, но в более «импрессионистском духе» еще в 30-х годах И. С. Бериташвили (Беритов, 1934а, 1934б, 1934в, 1934г, 1935а, 1935б, 1935в).

Обучение направлению местонахождения пищи (рис. 111). Та же установка, тот же лабиринт, но теперь «целевой» ящик с пищей расположен всегда по одну и ту же сторону от стартовых ящиков. От животного требуется в каждой пробе совершать пробежку к новому «целевому» ящику с каждого из трех стартовых, чтобы обеспечить обучение направлению. Как и в предыдущей задаче, в пробах на перенос обучения направлению крысы вновь проявили с ходу высокие результаты: вероятность правильной реакции на самой первой пробе переноса равна 0.75, а в среднем для всех проб переноса — 0.83.

Следовательно, в каждом из этих двух тестов животное оказалось способным обучиться реагировать либо на определенное место, либо на определенное направление (в зависимости от исходного обучения), несмотря на то что в критических пробах на перенос оно выпускалось из одной и той же стартовой клетки.

Третий тест, использованный Олтоном для демонстрации возможностей «познавательного картирования» (Olton, 1982), заключался в обучении крыс выбору одного из двух объектов, причем основанием для выбора должно было служить взаимное расположение объектов, а не их расположение по отношению к крысе и не их внешние характеристики. Опыты проводились в квадратном ящике площадью 1 м^2 с высотой стенок 35 см; каждая из 4 стенок имела по 3 отверстия, прикрываемые гильотинными дверцами и служащие входами в ящик. Внутри ящика располагались 2 объекта высотой по 15 см, имевшие в верхней части углубления (кормушки), которые могли прикрываться картонными крышками. В начале обучения пищевую таблетку помещали над одним из объектов. После этого поднимали одну из гильотинных дверец, так что крыса могла войти в ящик. Обычно она вспрыгивала на один из объектов, сбрасывала крышку и получала корм, если прыжок был совершен на «правильный» объект; если же он был совершен на «неправильный» объект, крысу изымали из ящика, не позволяя «исправить» свою ошибку в данной пробе. В ходе обучения на последовательных пробах животное заставляли входить в тестировочный ящик через разные отверстия; благодаря этой процедуре на последовательных пробах происходило несистематическое изменение положения дискриминируемых объектов по отношению к крысе. С другой стороны, сами дискриминируемые объекты также менялись на последовательных пробах, ибо каждый раз производился выбор каких-либо двух из некоторого множества различных объектов. Единственное, что не менялось в данном тесте, так это местонахождение «правильного» объекта по отношению к «неправильному» в тестировочной камере. На исходном обучении этой задаче животное входило в ящик всегда через центральные отверстия в стенках. По достижении определенного критерия обучения животным давали тест на перенос исходного обучения: животное впускали в ящик через те отверстия, через которые оно никогда не входило в него на этапе предварительного обучения. Оказалось, что в этих пробах пере-

носа животное безошибочно и прямо направлялись к «правильному» объекту, хотя при их впуске в тестовую камеру через разные дверцы они обозревали два объекта и пространственные отношения между ними каждый раз с новой точки зрения, с новой стартовой позиции.

Эти данные очень важны, так как: а) они дают более четкое (по сравнению с ранними опытами Толмэна с сотрудниками) операциональное определение «познавательного картирования»; б) они показывают способность животных отыскивать определенные инварианты в пространственных взаимоотношениях между различными объектами среды. Оказывается, получив некоторое предварительное представление о таких взаимоотношениях, животное в самом деле формирует определенный инвариант, дающий ему возможность правильного реагирования при подходе к объектам среды с совершенно новых пространственных позиций (с новых точек зрения). Эта способность может развиваться в такой степени, что на ее основе животное оказывается способным прогнозировать возможные последствия самых различных движений, даже таких, которые имеются лишь «в плане», но актуально еще никогда не выполнялись. С другой стороны, эта же способность может служить основой для оценочного сравнения различных возможных путей достижения целевого объекта при объективном наличии некоторого множества возможных путей, с целью оптимизации поведения (достижения цели наиболее коротким путем). Трудно переоценить адаптивное значение таких способностей. Даже если они имеются у некоторых видов животных, так сказать, в зачаточном виде, давление естественного отбора в некоторых подходящих эколого-этологических условиях будет приводить к их совершенству. Не есть ли этот аспект «познавательного картирования» предпосылкой развития так называемой рассудочной деятельности (Бакурадзе и др., 1981)?

Независимо от ответа на поставленный проблемный вопрос, можно привести ряд данных, демонстрирующих способность животных к оптимизации достижения цели (например, места пищи) путем выбора кратчайших путей, а не тех, по которым происходило их перемещение в процессе восприятия местонахождения цели или набора таких целей.

В опытах на шимпанзе была показана возможность такой оптимизации. Животное отводили в разные места большого и хорошо знакомого загона и на виду у животного закладывали пищу под разные объекты в 18 различных местах обстановки. При этом отвод животного к местам закладки пищи специально производился сложным, неоптимальным путем. После этого обезьяну помещали в стартовую клетку, откуда отпускали по истечении определенного промежутка времени. Опыты показали, что в этих условиях шимпанзе прекрасно справляются с задачей — они быстро находят по крайней мере 12 мест из 18; при этом их поиск является оптимальным — они не просто повторяют те пути, которые ими были пройдены при исходном показе приманок, а идут

наиболее короткими отрезками от одного места пищи к другому (Menzel, 1973), Следовательно, после исходного восприятия мест закладок пищи в данной ситуации соответствующие образы были включены в «познавательную карту» местности; при этом возможные пути достижения местонахождений скрытой приманки были реорганизованы так, чтобы затрачивался минимум усилий на ее поиск и извлечение.

Аналогичные опыты были поставлены и на хорьках, с использованием более тонкой и точной математической обработки полученных данных (Olton, 1982). Опыты велись в экспериментальной комнате 2×6 м, в разных местах которой располагались 10 различных объектов, на каждом из которых на высоте 20 см от пола располагалась небольшая чашка; в нее могла закладываться пища. У одной из стен комнаты располагалась стартовая клетка с животным. В каждой пробе по таблице случайных чисел определялись те 4 объекта, чашки над которыми должны были содержать пищу на данной пробе. На последующих пробах выбор других 4 объектов из 10 вновь рандомизировался, и т. д. После этого экспериментатор подносил хорька к выбранным объектам и на виду у него закладывал пищу в соответствующие чашки, затем помещал его в стартовую клетку. По истечении некоторого времени животное отпускали, давая возможность выбора. В случае безошибочной реакции (т. е. подбегания и поедания пищи из «правильных» 4 кормушек) животное получало еще дополнительное пищевое вознаграждение из кормушки, находящейся у стартовой клетки.

Оптимальная стратегия решения поставленной задачи, очевидно, должна была включать следующие шаги: посещение лишь тех 4 объектов из 10, которые были приманены на данной пробе; каждый из таких объектьв должен был посещаться лишь раз; пути перехода от одного объекта к другому должны были выбираться наиболее короткими: после выбора и получения пищи во всех 4 объектах животное должно было возвращаться к стартовой клетке, чтобы получить дополнительную награду.

Поведение хорьков в первых нескольких пробах было весьма неэффективным, ибо они совершали довольно много ошибок (посещение тех объектов, которые не были применены в данной пробе, повторное посещение тех объектов, с которых они уже брали пищу, прерывание поиска и подход к стартовой клетке с целью получения дополнительной награды; проходимые при этом пути между объектами оказывались довольно замысловатыми, явно неоптимальными). Однако уже после 50 проб поведение хорьков становилось почти безупречным — в среднем они совершали не более одной ошибки на пробу, причем побежки между заряженными объектами совершались по кратчайшим путям, а не по тем, по которым их переносил экспериментатор при исходной экспозиции тестовой ситуации.

Приведенные данные ясно указывают на возможность формирования у животных «познавательных карт» среды. На наш взгляд,

эти «познавательные карты» по своему содержанию и генезу весьма близки к представлениям И. С. Бериташвили о психонервном поведении животных, которое регулируется образами внешней среды и жизненно важных объектов в ней.

Итак, мы рассмотрели определенные стороны того типа поведения млекопитающих, которые были названы И. С. Бериташвили психонервными. При их разборе мы придерживались в большей мере статической, или атрибутивной, точки зрения, чем динамической. Далее нам бы хотелось большее внимание уделить именно последнему аспекту проблемы. В одной из работ И. С. Бериташвили остроумными опытами было показано, что у взрослых людей доминирует сознательное психонервное поведение, подчиняющее собой как прирожденную и условнорефлекторную, так и образную деятельность (Беритов, Дзидзишвили, 1934). В контексте рассматриваемой проблемы нам представляется целесообразным начать обсуждение предмета с рассмотрения некоторых черт онтогенетического развития тех форм памяти, которые имеют выраженный характер психонервного поведения.

ОБРАЗНАЯ ПАМЯТЬ ЧЕЛОВЕКА: ЕЕ РАЗВИТИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Образная память у детей. Данные о развитии системы образной памяти (ОП) в онтогенетическом плане целесообразно рассматривать на основе некоторой канвы, специфицирующей определенные стадии онтогенеза психофизиологической структуры человека. В качестве таковой удобно принять известную классификацию Пиаже (Piaget, Inhelder, 1971).

Согласно Пиаже (так называемая теория сенсорно-моторного развития), формирование концепций об объективно существующих предметах внешнего мира и о пространственных его характеристиках у детей идет в известной мере параллельно, причем это развитие условно можно разбить на 6 стадий, охватывающих период от рождения до 2-летнего возраста, когда так называемый эгоцентрический солипсизм сменяется объективным знанием. Рассмотрим эти стадии.

1) I стадия (0—1 мес), II стадия (1—4 мес после рождения). Ребенок полностью эгоцентричен в том смысле, что окружающий мир ему представляется собственным продолжением, генерируемым его собственными действиями; окружающие предметы и их перемещения — это суть его части и его перемещения. Очевидно, на этих первых двух стадиях у него нет объективного представления о предметах и их местонахождениях в различных местах окружающего пространства.

2) III стадия (4—8 мес после рождения). Начинает проявляться объективация (экстернализация) положений и перемещений предметов в пространстве. Этому, по-видимому, способствует интенсивно начинающаяся и прогрессивно развивающаяся координация зрения и движения — ребенок внимательно следит за соб-

ственными движениями и за их результатами — примером может служить схватывание игрушки. Однако в целом и на этой стадии пока еще нет полной диссоциации на «мир внутри нас» и на «мир вне нас», ибо положения и перемещения объектов во внешнем мире рассматриваются как зависимые от собственной двигательной активности, хотя такая диссоциация, судя по ряду данных, уже намечается. В самом деле, ребенок в возрасте 6 мес способен с достаточной точностью протянуть руку и схватить предмет в полной темноте, если перед этим он был показан на свету (Bower, Paterson, 1973). Однако, как показал Пиаже, дети этого возраста пока еще не проявляют признаков поиска интересующего их предмета (например, игрушки), если его запрятывают на виду у него в контейнер. По Пиаже, это происходит от малой объективизации местонахождений предметов во внешнем пространстве — ребенок этого возраста оценивает местонахождение объекта слишком эгоцентрично, т. е. исключительно по отношению к собственному действию, а не объективно, по отношению к некоторому другому объекту (контейнеру). На этом уровне развития ребенка окружающее пространство в его представлении предстает как бы разделенным надвое — одна часть, находящаяся в сфере досягаемости его органов движения, является объективной, т. е. независимой от него частью, тогда как другая часть (находящаяся вне сферы его манипуляторной активности) предстает в виде некоей оболочки, за которой нет никаких предметов. В пределах первой (объективной) части пространства ребенок данного возраста способен оценивать местонахождение различных объектов лишь по отношению к собственному местонахождению (т. е. эгоцентрично), но не по отношению друг к другу.

3) IV стадия (8—12 мес). На этой стадии ребенок, как правило, начинает ползать, т. е. его зрительно-двигательная координация претерпевает дальнейшее развитие, обогащение и совершенствование. Согласно Пиаже, эта стадия имеет особое значение, ибо именно на этом этапе развития сенсорно-моторных схем у ребенка начинают формироваться представления о предметах как таковых и об их «погруженности» в объективное пространство. В то же время именно на этой стадии у ребенка впервые появляется качественно новая способность — искать и находить спрятанные предметы, т. е. впервые проявляется способность к решению задач на ОП типа тестов на так называемую отсроченную реакцию. Если в этом возрасте ребенку показать игрушку, а затем спрятать ее у него на виду в контейнер, покрываемый крышкой (фаза восприятия), то через некоторое время (фаза отсрочки) ребенок приступает к ее поиску и в конце концов, подняв крышку контейнера, находит игрушку (фаза реакции и фаза подкрепления). Пиаже считает, что правильное и точное решение данной задачи возможно благодаря развитию способности согласованного, координированного использования двух различных схем — одной, относящейся к поднятию крышки контейнера, и другой, относящейся к схватыванию лежащего в контейнере предмета. Синтез этих двух схем

позволяет ребенку достичь цели — найти спрятанную игрушку. С этой точки зрения, цитировавшиеся данные Боуэра и Патерсона (Bower, Paterson, 1973) — способность ребенка III стадии развития схватывать невидимый из-за темноты, но находящийся перед ним предмет — еще не есть поиск скрытого предмета, ибо достижение цели в этом случае может осуществляться лишь на основе одной схемы — протягивания руки и схватывания невидимого предмета. Следовательно, именно координированный синтез двух схем, приводящий к появлению на IV стадии развития ребенка новой схемы более высокого ранга, позволяет решать детям с этого возраста тест типа отсроченной реакции. Однако нам бы хотелось заметить, что в представлениях Пиаже имеется существенный недостаток: дело в том, что ребенок III стадии развития не просто протягивает руку для схватывания невидимого объекта, но делает это целенаправленно (по данным Боуэра), т. е. у него уже имеется образ ранее воспринятого объекта и проекция этого образа во внешнее пространство по И. С. Бериташвили.

С другой стороны, на наш взгляд, Пиаже правильно подчеркивает, что наличие упомянутой синтетической схемы на IV уровне развития позволяет детям не просто запоминать по отдельности, но и соотносить друг с другом пространственно разнесенные объекты — крышку контейнера, сам контейнер и спрятанный в нем объект.

Однако все же имеется одно весьма серьезное возражение против рассмотрения данной задачи в качестве типичного теста отсроченной реакции. Это возражение связано со следующим обстоятельством. Если игрушку на виду у внимательно следящего за ней ребенка этого возраста спрятать в новом месте, то он допускает характерную ошибку — так называемая знаменитая ошибка IV стадии (Bremner, 1982): он ищет спрятанный объект не в новом месте, а в старом, где добился успеха в прежней пробе. Другими словами, можно сказать, что дети IV стадии развития проявляют характерную персеверацию реакции, которая обычно не наблюдается в тесте отсроченной реакции, проводимом с нормальными животными. Пиаже объясняет эту ошибку тем, что на этой стадии развития пространственные отношения между приманкой и скрывающим ее контейнером разделимы лишь в отношении одного пространственного места, а именно того, которое оказалось успешным с точки зрения достижения приманки (своеобразный эффект подкрепления) (Piaget, Inhelder, 1971).

С другой стороны, если у детей этого возраста в принципе уже имеются объективные представления о пространственных взаимоотношениях объектов друг с другом, то это позволяет думать, что на этой стадии мог бы осуществляться переход от использования эгоцентрического позиционирования (по Пиаже) к аллоцентрической системе пространственной локализации, в которой система отсчета координат объекта будет связана уже с некоторым внешним ориентиром, а не с самим ребенком.

На данный вопрос некоторый свет проливают исследования Бремнера (Bremner, 1982). Ребенок сидит перед столом, одна половина которого окрашена в черный цвет, а другая в белый. На каждой из них располагаются идентичные контейнеры. В первой серии опытов детям показывают приманку и прячут ее в одном из контейнеров (например, в том, который располагается над белой половиной стола). Через некоторый небольшой интервал времени ребенок должен найти приманку. После 5 успешных проб

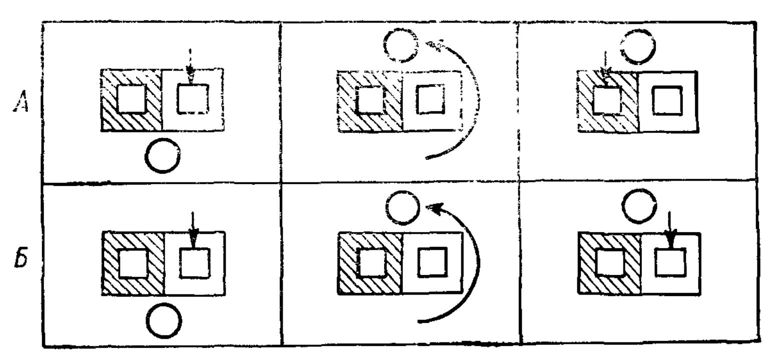


Рис. 112. Схема эксперимента, в котором ребенок должен найти показанную ему игрушку после ее запрятывания в один из двух контейнеров (по: Bremner, 1982).

Вертикальная стрелка указывает на местонахождение игрушки в том или ином контейнере (*пустые квадраты*). *Пустым кругом* изображен испытуемый. Контейнеры размещены на столе, одна половина которого окрашена в черный цвет (на рисунке она *заштрихована*), а другая половина окрашена в белый цвет. Эти цвета могут служить внешними ориентирами для пространственной локализации игрушки. В серии опытов *А* ребенка обучают находить игрушку после ее показа и упрятывания в контейнере, находящемся над белой половиной стола (*левая часть рисунка*), после чего испытуемого перемещают к противоположной стороне стола (*средняя часть рисунка*, перемещение изображено *изогнутой стрелкой*); показываемую игрушку теперь прячут в контейнере, расположенном над черной половиной стола (*правая часть рисунка*). Очевидно, что в этих двух случаях двигательная программа поиска игрушки имеет идентичный характер, тогда как местонахождение игрушки по отношению к внешним ориентирам меняется. В другой серии опытов (*Б*) процедура эксперимента остается той же, но теперь местонахождение игрушки по отношению к внешним ориентирам не меняется, тогда как двигательная программа поиска скрытой игрушки сменяется на противоположную.

решения этой задачи его перемещают и усаживают с противоположной стороны того же стола. Теперь приманку на виду у него прячут в контейнер, находящийся над черной половиной стола (рис. 112). Очевидно, в этой серии опытов правильное решение задачи могло указывать на то, что в пространственной локализации спрятанной приманки ребенок руководствуется эгоцентрической системой, т. е. на каждой пробе задачи местонахождение приманки им определяется лишь по отношению к собственному местонахождению, а не по отношению к местонахождению некоторого внешнего ориентира, которым в данном случае служил цвет той или другой половины стола. Опыты показали, что дети 9 мес (стадия IV по Пиаже) решают задачу именно таким путем, т. е. чисто эгоцентрически.

Во второй серии опытов вся процедура эксперимента оставалась той же, за исключением того, что после пересаживания ре-

бенка к противоположной стороне стола (вторая половина опытов) приманку показывали и запрятывали в тот же контейнер, в который ее запрятывали в первой половине опыта, т. е. до пересаживания. Очевидно, что если дети в поиске приманки используют аллоцентрическую систему пространственной локализации (т. е. в поиске приманки опираются на внешние ориентиры), то они должны были бы проявлять правильное решение задачи и после подобного пересаживания, ибо приманка пряталась над тем же ориентиром, над которым ребенок находил ее в предыдущих опытах. Если же дети используют эгоцентрическую стратегию решения задачи, то во второй серии опытов после пересаживания они должны были бы допускать сплошь ошибочные решения. Опыты второй серии вновь показали, что в решении данной задачи дети используют именно эгоцентрическую, а не аллоцентрическую систему локализации приманки. Такие же результаты были получены и в другой серии опытов, в которой вместо пересаживания детей прибегали к повороту экспериментального стола на 180° (Bremner, 1982).

В других опытах использовались более адекватные ориентиры, в большей степени способные загружать систему аллоцентрической локализации (Bremner, 1978). В этих опытах экспериментальный стол был одноцветным, а вот контейнеры стали разноцветными — один черного цвета, другой белого. Тем самым было подчеркнуто значение внешних ориентиров для аллоцентрической системы пространственной локализации. Опыты, проведенные по уже упомянутой схеме в этих новых условиях, дали неожиданные результаты — дети справлялись с решением задачи и при втором варианте постановки опыта, т. е. и тогда, когда после перемещения их к противоположной стороне стола приманку клали в контейнер того же цвета, что и до перемещения, хотя теперь он находился по другую сторону от ребенка. Эти опыты ясно и недвусмысленно показали, что при поиске спрятанной приманки дети в возрасте 9 мес вполне способны использовать наряду с эгоцентрической и аллоцентрическую систему пространственной локализации. Автор работы подчеркивает, что эффективными средствами для перехода от первой системы локализации ко второй могли служить: а) использование легко выделяемых, выпуклых внешних ориентиров (разноцветные контейнеры, а не просто разноцветные половинки стола), б) факт перемещения ребенка с одной стартовой позиции в другую, противоположную. В самом деле, если вместо перемещения ребенка в тех же опытах производился просто поворот стола с контейнерами на 180°, то на задаче аллоцентрической локализации уровень допускаемых ошибок резко повышался. К сожалению, автор по существу оставляет без ответа последний вопрос.

Наконец, в третьем типе эксперимента Бремнер с сотрудниками, на наш взгляд, предлагает очень существенную модификацию своего опыта — перемещение ребенка производится не между первой и второй половинами эксперимента, а, так сказать, внутри

пробы: на глазах у ребенка приманку закладывают под один из контейнеров, вслед за чем его пересаживают на противоположную сторону стола. Оказалось, что и в этих условиях дети 9-месячного возраста справляются с задачей, даже если она требует использования аллоцентрической системы пространственной локализации (Bremner, 1978). В то же время было показано, что выполнение этой задачи (так называемая инвертированная отсроченная реакция [1]) ухудшается, если перед ее тестированием ребенок несколько раз достает приманку из одного и того же контейнера, расположенного в одном и том же месте. Автор интерпретирует это важное наблюдение следующим образом: при предварительном обучении доставанию приманки из одного и того же контейнера (расположенного в одном и том же месте) ребенок обучается использовать эгоцентрическую систему кодирования пространственной локализации приманки, что мешает последующему использованию им аллоцентрической системы в опытах с инвертированием, т. е. в опытах, в которых после восприятия приманки в каком-либо контейнере ребенок переносится (или переводится) в противоположное место, откуда и должен совершить ее поиск. На наш взгляд, более правильной является следующая интерпретация: при предъявлении приманки в одном и том же контейнере вырабатывается условный рефлекс на место, т. е. позиционный условный рефлекс, который мешает выполнению теста инвертированной отсроченной реакции по образу местонахождений скрытой приманки. В специальных опытах, поставленных на крысах, мы могли непосредственно убедиться в правильности такого толкования. Если крысу обучить в ситуации с двумя симметрично расположенными кормушками выбирать какую-либо одну в нескольких повторных пробах, а затем перенести ее в противоположное стартовое место, то крыса в течение довольно длительных периодов продолжает реагировать той позиционной реакцией, которой была обучена; в особенности хорошо это проявляется в тех случаях, когда ситуация тестирования не содержит какихлибо внешних ориентиров для использования аллоцентрической системы пространственной локализации (Натишвили и др., 1981). Следует также подчеркнуть, что, подобно большинству зарубежных авторов, кроме Потегала (Potegal, 1982), Райзера и Пика (Pick, Rieser, 1982), Бремнер употребляет термин «эгоцентрическая система», или «эгоцентрическая стратегия», в очень ограниченном, механистическом смысле, а именно, как способность кодировать местонахождение стимула по отношению к собственному местонахождению исключительно с помощью двигательных реакций нацеливания-слежения за этим стимулом. В контексте выполнения отсроченных реакций такое ограниченное толкование

---

[1] Бремнер использовал эту задачу в опытах на детях в 1978 г. (Bremner, 1978). Независимо от него принципиально та же задача была предложена нами в 1978 г. под названием «инвертированная отсроченная реакция» для исследования пространственной памяти у животных (Натишвили, 1978, 1979б).

эгоцентрической системы вообще может привести к недоразумению — животное восприняло местонахождение приманки и в течение всей отсрочки должно сохранять ориентированную позу тела (или только головы, или только глаз) на это место; в этом случае (так называемая псевдоотсроченная реакция) вообще *не представляется возможным решить, использует ли животное* свою память для правильного выполнения отсроченной реакции или же оно, по удачному выражению Конорского (Konorski, 1970), просто «следует за своим носом». На самом деле концепция эгоцентрической системы намного динамичнее и шире, ибо предполагает использование обратной связи от собственных активных или пассивных движений животного для корректировки образа смещенного местонахождения приманки. Подробное обсуждение этого вопроса проводится в работах Потегала (Potegal, 1982) и Т. А. Натишвили (1986).

Между прочим Бремнер отмечает, что способность выполнять правильно такого рода инвертированную отсроченную реакцию зависит именно от перевода ребенка в противоположное место; если вместо такого перевода ребенок остается в исходном месте, а инвертирование достигается простым поворотом стола на 180°, процент правильных решений оказывается значительно ниже (Bremner, 1982). Вновь этот важный вопрос не анализируется автором детально, а лишь делается заключение, что перемещение ребенка содержит какого-то рода подсказку для правильного решения. С нашей точки зрения, дело заключается просто в том, что при перемещении генерируется обратная связь (кинестезия, вестибулярная информация), которая и производит корректировку образа местонахождения скрытой «приманки» (Натишвили, 1979а, 1979б). Зарубежные авторы подобный процесс называют корректировкой (Teuber, 1972; Potegal, 1982). По нашему мнению, этот процесс играет особо важную роль в использовании именно эгоцентрической системы в решении инвертированной отсроченной реакции. К сожалению, в цитированных работах Бремнера этот последний вопрос вообще не исследовался ни в экспериментальном, ни в теоретическом плане.

Тем не менее независимо от этих замечаний основной результат работы Бремнера представляется существенным, так как показано, что 9-месячный ребенок способен решать даже инвертированную отсроченную реакцию в условиях наличия внешних ориентиров, т. е. в условиях использования аллоцентрической системы пространственной локализации (Bremner, 1982).

Сходное исследование у 6-, 11- и 12-месячных детей было проведено Акредоло (Acredolo, 1978). Опыты проводились в небольшой прямоугольной комнате, имеющей два одинаковых окна по боковым стенам. В центре комнаты располагался зуммер, звук которого служил условным сигналом появления экспериментатора в том или ином окошке. Вначале вырабатывали позиционный условный рефлекс на появление экспериментатора в ответ на условный звук в одном и том же окошке. После этого ребенка поворачи-

вали на 180°, так что теперь левое окошко находилось справа от него и, наоборот, правое окошко слева от него. Использовались два условия предъявления задачи: с внешним пространственным ориентиром и без него. В первом случае ориентиром служила большая звезда, прикрепляемая к данному окошку. Проведенные опыты показали, что 6-месячные дети применяют эгоцентрическую систему (в смысле Бремнера) независимо от того, используется или нет внешний ориентир, т. е. они реагируют неправильно — в ответ на условный сигнал, даваемый после поворота на 180°, поворачивают голову в противоположную сторону от того окна, в котором появляется экспериментатор. С нашей точки зрения, дети в этом тесте реагируют правильно в том смысле, что они предварительно (еще до поворота), были обучены позиционному условному рефлексу, который и проявился после их поворота на 180°. Поведение 6-месячных детей в этой задаче совершенно сходно с уже упомянутым поведением крыс в наших опытах (Натишвили и др., 1981). Однако поведение 11-месячных детей было не столь фатальным: в условиях предъявления задачи без внешнего ориентира они ошибались столь же часто, что и 6-месячные, но при наличии ориентира вокруг «правильного» окна лишь половина из них допускала ошибки, тогда как другая половина на действие условного сигнала поворачивала голову к «правильному» окну. Тем не менее, как отмечает Акредоло, даже их поведение было не особенно четким (Acredolo, Evans, 1980).

Поведение 16-месячных детей было почти совершенным: после 180-градусного поворота в ответ на действие условного сигнала они, как правило, поворачивали голову к «правильному» окошку. Особенно важно то, что так происходило не только при наличии вокруг «правильного» окошка ориентира (звезды), но и без него. С нашей точки зрения, можно думать, что в данном случае у 16-месячных детей образная память настолько развилась, что позволяет им реагировать в соответствии с образом появления экспериментатора в «правильном» окне вопреки вызываемой условным стимулом тенденции реагировать на «неправильное» окно. Иными словами, в возрасте 16-месяцев образная память может доминировать над позиционным условным рефлексом. Но, конечно, можно думать, что подобное доминирование может иметь место и в более раннем возрасте — где-то между 11-м и 16-м месяцами от рождения. Однако следует иметь в виду и то, что в опытах Акредоло имелась достаточно сильная предварительная выработка позиционного условного рефлекса. Не исключено, что сама по себе образная память, судя по описанным опытам Бремнера, может проявляться намного раньше — по крайней мере с 9-месячного возраста, хотя в условиях предварительной выработки позиционного условного рефлекса она естественным образом маскируется.

Безусловно, появлению и развитию образной памяти, особенно пространственной образной памяти, в значительной степени способствуют совершенствующиеся механизмы собственной двигательной активности ребенка. Чем более совершенна двигательная

активность, тем больше различных «перспективных срезов» одних и тех же внешних объектов будет получать ребенок и тем менее эффективной будет стратегия позиционного условного рефлекса, основанная на негибкой системе эгоцентрического кодирования их местоположения в отсутствие корректировочной информации или же тех образов, которые должны корректироваться. Выходом из этого положения может быть развитие аллоцентрической системы пространственной локализации внешних объектов, т. е. стратегии соотнесения их положений не с собственным местонахождением субъекта, а с некоторой внешней системой стабильных ориентиров, используемой в качестве системы отсчета. В этом случае возможно адекватное определение местонахождений объектов даже при сильных собственных смещениях ребенка. По-видимому, в свете приведенных данных эти способности появляются с того времени, когда ребенок начинает ползать, а затем прогрессивно развиваются в связи с переходом к активному хождению.

Обширные исследования упомянутой функции корректировки образов проведены в серии работ Пика и Райзера (Rieser, 1979; Pick, Rieser, 1982). В одном из их опытов использовалась круглая комната, имевшая 8 идентичных окон, расположенных под углом 45° друг к другу. Эти окна находились на уровне глаз 18-месячных детей. Опыт включал два этапа — этап обучения и этап собственно теста. На первом этапе ребенок помещался в середину комнаты, причем всегда в одной и той же ориентации, так чтобы его взор был направлен на одно и то же окно. На звук звонка с помощью родителей его обучали подходить к соседнему окну, расположенному под углом 45°, например, справа от исходной позиции. Подход и прикосновение к этому окну автоматически открывали его, и в нем появлялась игрушка (целевое окно). Ясно, что на этом первом этапе производилась выработка позиционного условного рефлекса на звонок. После этого приступали к собственно тесту. Ребенок вновь помещался в середину комнаты, но теперь перед предъявлением условного сигнала его поворачивали в том или ином направлении на тот или иной угол (рис. 113). Если новая исходная позиция представляла собой поворот на 135° по часовой стрелке относительно исходной, тогда кратчайшим путем подхода к целевому окну являлся поворот ребенка в противоположную сторону (против часовой стрелки). Если же ребенок был повернут по часовой стрелке на 315° от исходной позиции, тогда кратчайший путь к целевому окну должен был включать поворот в том же направлении. На этапе тестирования эти два условия предъявлялись в случайном порядке на последовательных пробах.

Опыты указанных авторов показали, что дети в возрасте 16 мес хорошо справляются с этой задачей, т. е. выбирают каждый раз оптимальный вариант решения в зависимости от того угла, на который их повернули на стартовой позиции перед предъявлением условного сигнала. Более того, оказалось, что данный тест способны выполнять и 14-месячные дети. Отсюда авторы делают

заключение, что уже в возрасте 14 мес дети способны использовать обратную связь от собственных движений для корректировки своих представлений о местонахождении цели. Наиболее адекватно эту задачу решают именно 16-месячные дети, тогда как дети 12- и 14-месячного возраста правильно берут направление, но иногда

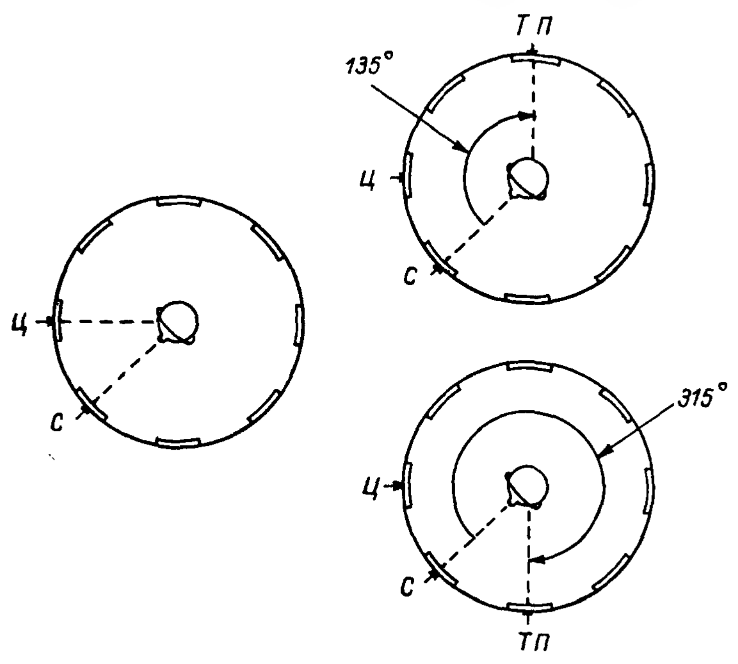


Рис. 113. Схема эксперимента, в котором ребенок должен был найти одно из восьми идентичных окон после своего поворота вокруг вертикальной оси на тот или иной угол (по: Pick, Rieser, 1982).

В левой части рисунка представлена схема обучения испытуемых местонахождению игрушки в целевом окне (*Ц*). Испытуемый находится в центре круглой комнаты, имеющей 8 внешне совершенно одинаковых окон, угловое расстояние между которыми равно 45°. Как в исходном обучении, так и в тестовых пробах лицо ребенка всегда ориентировали в направлении одного и того же окна — так называемого стартового окна (*С*). Исходное обучение заключалось в выработке на пусковой раздражитель (звук звонка) позиционного условного рефлекса подхода к целевому окну, прикосновение к которому вызывало появление в нем игрушки. *В правой части рисунка* приведена схема тестовых проб. В первом варианте (*верхний правый квадрант рисунка*) перед дачей пускового условного стимула испытуемого поворачивают на 135° по часовой стрелке, так что теперь его взор направлен на тестовую позицию (окно *ТП*); во втором варианте (*нижний правый квадрант рисунка*) перед дачей пускового условного стимула испытуемого поворачивали на 315° по часовой стрелке. В первом случае для достижения целевого окна кратчайшим образом ребенок должен был совершить поворот против часовой стрелки, тогда как во втором случае — по часовой стрелке.

неточно локализуют целевое окно (Pick, Rieser, 1982). В целом можно не сомневаться, что на этом уровне онтогенеза у детей проявляется явная способность использовать корректировочную информацию для эгоцентрической локализации целевого объекта в системе образной памяти, ибо на тестовом этапе описанных опытов предъявление условного сигнала должно было приводить к репродукции образа местонахождения игрушки в целевом окне,

ничем не выделяющемся среди остальных окон; с другой стороны, ситуация тестирования не содержит каких-либо внешних ориентиров, которые могли бы использоваться для целей аллоцентрической локализации. Совместно с результатами Акредоло эти данные указывают, что уже в возрасте 12—14 мес у детей имеется сформированная система образной памяти по крайней мере на одиночный стимул, причем могут использоваться обе системы его пространственной локализации — как эгоцентрическая, так и аллоцентрическая.

Можно думать, что с дальнейшим развитием образная память будет совершенствоваться в том плане, что ею будут охватываться уже не одиночные стимулы, а множество таких стимулов и пространственных отношений между ними.

Этот вопрос исследовался на детях 6—11-летнего возраста, а также на студентах колледжа (Pick, Rieser, 1982). Испытуемых помещали в хорошо знакомую им большую комнату, содержащую три также хорошо знакомых им предмета, которые, однако, были прикрыты большими непрозрачными щитами. Перед испытуемыми стояла задача нацеливания указки на тот или иной предмет по памятному образу этого предмета. Такое нацеливание производилось с некоторого одного места, затем с некоторого другого, и наконец, с третьего. Следовательно, испытуемый должен был представлять неподвижные объекты с некоторого множества подвижных точек зрения. По результатам этих опытов экспериментаторы наносили на план комнаты линии нацеливания для каждого из трех объектов с каждой из трех позиций, последовательно занимаемых испытуемыми в ходе опыта. Тем самым появлялась возможность как бы объективизировать «познавательную карту» и точно оценить степень ее адекватности реальной ситуации, а также оценить способность к корректировке образцов трех объектов при перемещениях испытуемых с одной точки наблюдения к другой.

Опыты показали, что даже 6-летние дети прекрасно справляются с этой задачей. Возрастные различия выражались лишь в небольшом повышении точности корректировки образов с возрастом (рис. 114) (Pick, Rieser, 1982).

В следующем варианте того же эксперимента вместо актуального перемещения с одной точки наблюдения на другую от испытуемых требовали лишь мысленного представления о подобных перемещениях. Оказалось, что в этом варианте появляются резкие возрастные различия. Часть 6-летних испытуемых проявляла такие реакции нацеливания, которые явно свидетельствовали о том, что они производились с реального, а не с воображаемого местонахождения испытуемых. Другие члены этой возрастной группы реагировали хаотично — это свидетельствовало о том, что они пытаются решить задачу в соответствии с инструкцией, но безуспешно. С другой стороны, оказалось, что 11-летние испытуемые уже способны выполнять данный тест, хотя в векторах нацеливания, демонстрируемых ими, и проявлялась недостаточная точность. Однако и в этой возрастной группе имелись такие ис-

пытуемые, которые проявляли хаотичные решения, подобно 6-летним детям. Наконец, почти все студенты колледжа хорошо справлялись с поставленной задачей, причем некоторые из них демонстрировали очень точные реакции нацеливания.

На основании проведенных опытов авторы приходят к заключению, что у 6-летних испытуемых пока что отсутствует истинное

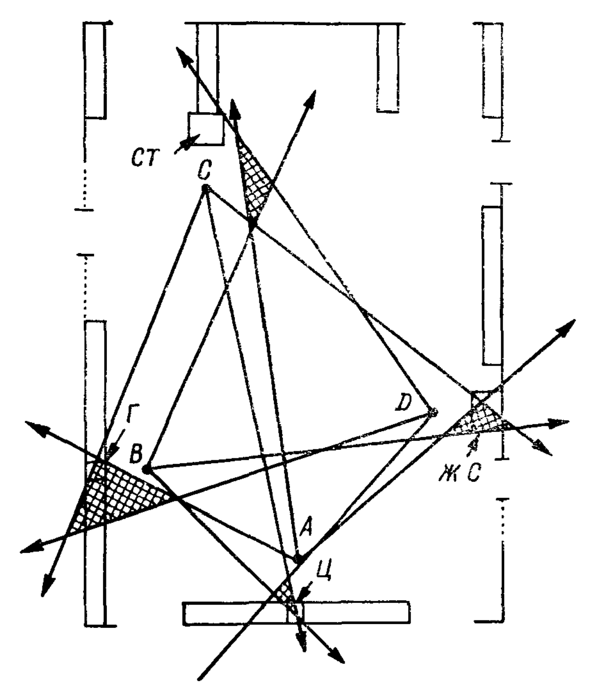


Рис. 114. Схема комнаты, в которой испытуемый должен был указывать на скрытые от него различные предметы с трех различных стартовых позиций (по: Pick, Rieser, 1982).

Точками А, В, С и *D* указаны стартовые позиции испытуемого, с которых он должен был указывать на целевые объекты (*Ц* — банка с цветком, *Г* — глобус, *СТ* — стол, *ЖС* — журнальный столик). *Линии со стрелками* указывают на те направления, которые выбирались испытуемыми с каждой из стартовых позиций. *Заштрихованные треугольники*, образованные пересечениями линий направления для каждой из трех стартовых позиций, могут рассматриваться в качестве подтверждения представляемых испытуемыми местонахождений целевых объектов.

«познавательное картирование», ибо они неспособны к мысленной корректировке образов внешней среды. Вероятно, это слишком строгая оценка, ибо она налагает слишком большие требования на концепцию «познавательной карты». С нашей точки зрения, в этом последнем варианте задачи можно было бы усмотреть способность к рассудочной деятельности, т. е. способность к мысленному оперированию образами в смысле И. С. Бериташвили с сотрудниками (см. Бакурадзе и др., 1981). С другой стороны, эти данные подтверждают более ранние опыты Пиаже и Инельдер о том, что лишь в 7—8-летнем возрасте дети оказываются способными

решать их знаменитую «задачу трех гор» — ребенок находится перед трехмерным макетом трех гор, и его просят указать на них с разных позиций наблюдения, каждую из которых он должен представлять себе лишь мысленно (Piaget, Inhelder, 1971).

Как уже указывалось, мы считаем, что корректировка образов пространственной памяти должна происходить в основном на базе обратной афферентации, генерируемой при перемещениях испытуемых, а не на основе мысленных операций, хотя, конечно, она может происходить в своих высших формах у взрослых и на этой основе (Натишвили, 1978, 1979б, 1986). В пользу этого говорят следующие интересные данные Пика и Рейзера (Pick, Rieser, 1982). Взрослых испытуемых, находящихся в каком-либо одном месте комнаты, просят несколько раз указать на находящиеся в ней различные предметы. После этого их просят мысленно поставить себя в разные места этой комнаты и оттуда указать на те же предметы. Вслед за этой инструкцией на глаза им накладывают светонепроницаемые маски, а на уши надевают наушники — т. е. отключают основные афферентные входы. В этих условиях даже у взрослых (!) реакции нацеливания на разные предметы с мысленно воображаемых мест становятся довольно неточными, причем осуществляются с большими латентными периодами (рассудочная деятельность?). Испытуемые при этом говорят, что чувствуют значительные субъективные трудности (отказывает образная память или ее образная корректировка?). Однако, если в тех же условиях выключенного зрения и слуха испытуемых просто отвести в какое-либо из тех мест, о которых речь шла в инструкции, они с большой точностью и с незначительными латентными периодами производят реакции нацеливания на представляемые объекты. Субъективно осуществление задачи в этих условиях им представляется весьма легким, как бы автоматическим. С нашей точки зрения, это происходит от того, что теперь появилась корректировочная обратная связь от производимых движений (кинестезия, лабиринтная информация).

Суммируя представленный материал относительно онтогенеза образной памяти у человека, можно сделать следующие заключения. До годовалого возраста ребенок, по-видимому, вовсе не проявляет способности к корректировке образов на основе обратной связи от собственных движений либо проявляет ее в столь зачаточном виде, что она пока ускользает от экспериментальной верификации. В этом возрасте он решает задачи типа отсроченной реакции на основе позиционирования. С годовалого возраста дети обнаруживают качественный скачок, ибо у них появляется способность находить скрытую приманку даже при смещениях собственного местоположения (т. е. проявляется способность к корректировке). В школьном возрасте эта способность все более совершенствуется; в особенности повышается точность корректировки образов при пространственных смещениях испытуемых. В то же время они оказываются способными к корректировке нескольких образов. Следовательно, формулируются образные

представления более сложных, пространственно более комплексных сцен.

Переход от слабо выраженной двигательной активности (ползание) к сильно выраженной (локомоция), по-видимому, предоставляет ребенку множество новых точек зрения на фиксированные пространственные отношения между объектами внешнего мира. Тем самым у способных к локомоции детей появляется больше шансов (по сравнению с ползающими) узнать тот важный факт, что причиной изменения пространственных отношений между объективно неподвижными объектами могут являться их собственные движения, которые следует учитывать для корректировки имеющихся в представлении образов этих объектов и отношений между ними.

В рассматриваемом нами контексте онтогенеза человеческой памяти представляются важными следующие замечания Пика и Райзера (Pick, Rieser, 1982). Эгоцентрическая система пространственной локализации объектов и основанная на ней так называемая эгоцентрическая память могут проявляться в двух формах: а) примитивной, когда используются рефлексы нацеливания и слежения за стимулом, а также условнорефлекторное пространственное позиционирование, которые, по-видимому, обеспечивают явления типа псевдоотсроченной реакции Конорского (Konorski, 1970), и б) развитой форме, когда кодирование скрытой приманки в виде соответствующего образа позволяет освободиться от позиционирования, но требует использования либо обратных связей, либо так называемого упреждающего разряда по Тойберу для корректировки этих образов (Teuber, 1972; Rosenkilde, 1983; Натишвили, 1986).

ОБРАЗНАЯ ПАМЯТЬ ЖИВОТНЫХ НА ПРИМЕРЕ РАБОЧЕЙ ПАМЯТИ

Феноменология оперативной образной памяти. С появлением и развитием вычислительных машин стало ясно, что наряду с долговременной памятью последние должны содержать и блок так называемой оперативной (рабочей) памяти. В долговременной памяти хранятся программы переработки информации, а также те массивы данных, над которыми будут работать эти программы. Однако в ходе компьютерной обработки определенных массивов информации приходится запоминать на некоторое, обычно варьирующее, время результаты промежуточных вычислений. Они-то и помещаются в блок оперативной памяти. От него требуется прежде всего достаточное быстродействие и малый — относительно блока долговременной памяти — объем памяти. По мере необходимости программа извлекает результаты промежуточных вычислений из блока оперативной памяти и, «отработав» их, записывает в соответствующие регистры новые данные. Очевидно, что хранилище оперативной памяти, с этой точки зре-

ния, является очень динамичным — информация записывается в нем, используется, стирается и вновь записывается.

По аналогии с блоком оперативной памяти компьютеров специалисты по экспериментальной психологии стали выделять оперативную (рабочую) память у животных и у человека. У человека такое выделение почти очевидно, ибо, как правило, в своей повседневной жизни, выполняя определенную стратегическую задачу, мы должны совершать множество тактических действий как в сфере перцепции, так и в сфере двигательной активности; чтобы эта деятельность была успешной, необходимо запоминать определенные образы и действия лишь на тот период времени, на который они нужны, после чего их место должны занять другие, требующиеся по ходу поведенческой программы (плана) (Konorski, 1970; Arbib, 1976).

В последнее время этологами на животных собран интересный фактический материал, непосредственно относящийся к обсуждаемому вопросу. Например, на Гавайях встречается птичка (*Loxops virens*), собирающая нектар с цветков абрикосового дерева. Собрав его с некоторого множества цветков, она отправляется к другой их группе, затем к третьей и т. д. При этом у нее наблюдается избегание уже посещенных цветков. Лишь через несколько часов она возвращается к первому множеству, затем ко второму и т. д., так как именно в течение этого промежутка времени происходит восстановление обычного запаса нектара (Kamil, 1978). Очевидно, что под давлением естественного отбора у данного вида птиц в данных экологических условиях выработались мозговые механизмы подобного рода рабочей памяти.

Интересные данные были получены и на менее экзотичных кедровках (Крушинская, 1966). Как правило, эти птицы запасают на зиму определенное количество кедровых орехов, причем размещают их в виде кучек из нескольких десятков, закапываемых под пни, мох или какие-либо другие предметы, в различных, часто пространственно сильно разнесенных местах. С наступлением зимы кедровки начинают питаться сделанными запасами — они посещают соответствующие места, причем делают это не в случайном порядке, а упорядоченно, что несомненно указывает на хорошие характеристики их оперативной памяти.

Другой пример касается поведения так называемых роющих ос. Самка этой разновидности ос кормит личинок гусеницами, причем личинки находятся в некотором множестве норок. Ежедневно она осматривает все норки и определяет необходимое для каждой количество гусениц, после чего отправляется «на охоту». Очевидно, что она должна хорошо помнить в течение определенного промежутка времени, в какую норку сколько гусениц надо принести; если экспериментатор изменит содержимое некоторых норок до того, как их «проинспектирует» оса, она соответствующим образом запоминает это и откладывает в эти норки адекватное количество корма. Иными словами, количественно корм распределяется самкой по разным норкам с учетом того, в какие норки

сколько гусениц надо положить. В этом случае память также является деятельностью, обслуживающей определенную, пространственно гибко организованную систему экологических потребностей (Hinde, 1975).

Из работ этологов хорошо известно, что важной видоспецифичной характеристикой поведения «общественных» животных является так называемое патрулирование той территории, которая занята некоторым множеством особей данного вида. Соответствующий поведенческий акт заключается в регулярных перемещениях патрулирующей особи вдоль границ данной территории с целью раннего обнаружения неприятеля (Barnett et al., 1978). В этом случае патрулирующее животное должно запоминать отсутствие неприятеля в заданном участке местности в данный момент и переходить к слежению за некоторыми другими участками территории. Однако через некоторое время противник вполне может появиться в исходном месте; поэтому периодически надо возвращаться к этому месту, а если неприятеля нет, следует продолжать патрулирование. Очевидно, периодичность этой следящей системы также должна определяться оперативной памятью, или, иначе, рабочая память в этих случаях настроена на биологически заданный режим слежения.

Вообще можно сказать, что пищевое поведение, поведение защиты от хищников и поведение запасания продуктов в естественных условиях существования животных, по-видимому, очень часто основываются на такого рода оперативной памяти. Следует лишь указать на то, что, к сожалению, подобного рода этологических исследований пока все еще очень мало, несмотря на то что эволюционно-биологическое значение именно таких исследований весьма велико.

Обращает на себя внимание пространственный аспект образной оперативной памяти животных; именно этот аспект был подвергнут особенно пристальному анализу в последние годы (Olton, Samuelson, 1976; Bureš, Burešová, 1986). Основной методикой служил так называемый радиальный лабиринт (РЛ) Олтона—Самуэлсона, используемый в опытах с крысами (Olton, Samuelson, 1976). РЛ — это эстакадный лабиринт, состоящий из центральной платформы и радиально отходящих от нее центробежных коридоров, число которых может широко варьировать — от 2 до 32. На дистальных концах коридоров располагаются кормушки, сам же лабиринт размещен в экспериментальной комнате таким образом, что находящееся в нем животное на протяжении всего опыта может свободно обозревать окружающие предметы-ориентиры (рис. 115).

Принцип опыта по пространственной образной оперативной памяти (ПООП) заключается в следующем. Кормушки заряжаются пищей, а голодное животное помещают на центральную платформу, предоставляя ему свободный доступ в любой коридор. Очевидно, что оптимальной стратегией, в смысле добывания максимального количества пищи в минимальном числе побежек, будет являться заход животного в каждый коридор лишь по одному

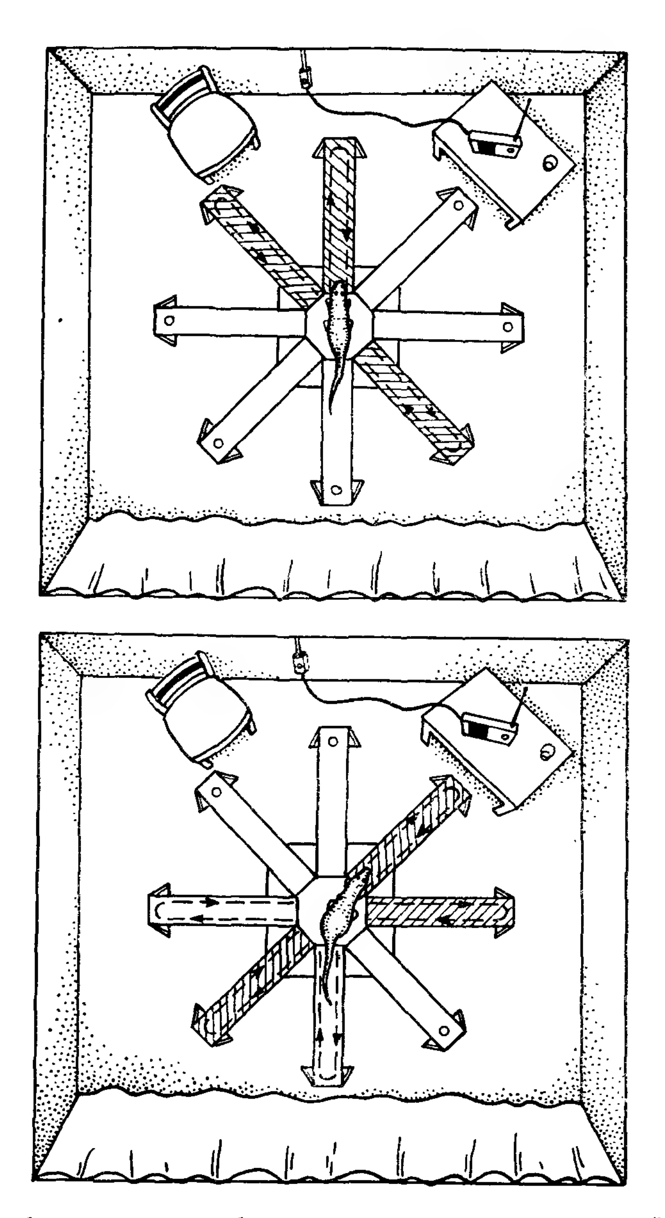


Рис. 115. Схематическое изображение опыта по пространственной памяти в лабиринте Олтона—Самуэльсона (по: Olton, 1977).

Представлен опыт, демонстрирующий несущественность запаховых следов в решении задач на оперативную память. В начале опыта крысе предоставили возможность посетить 3 коридора (показаны *штриховкой*) (*верхняя часть рисунка*), после чего лабиринт повернули так, что посещенные коридоры заняли новое пространственное положение в комнате. Несмотря на это, крыса вновь посетила те же коридоры и еще два других, в которых ранее не была (*нижняя часть рисунка*).

разу, с переходом на следующий, пока не посещенный коридор. Проба на ПООП заключается в пробежке животным всех коридоров данного РЛ. Следовательно, в ходе данной пробы животное должно помнить, какие из коридоров РЛ оно уже посетило, а какие нет. Так как коридоры РЛ различаются по своему местоположению в пространстве, то очевидно, что данная методика позволяет исследовать в лабораторных условиях именно ПООП.

Опыты показали, что крысы уже в первых пробах хорошо справлялись с этой задачей. Так, в 32 коридорах РЛ они достигают высокого уровня выполнения в среднем после 30 опытов (Olton, 1982). С течением времени в ходе дальнейшего ознакомления с лабиринтом крысы достигают очень высокого уровня выполнения: в 8-коридорном лабиринте средняя ошибка на опыт равна 0.3, в 12-коридорном — 1.0, а в 24-коридорном — 2.5 (Olton et al., 1979).

Однако при решении данной задачи животные могут использовать не только образную память в оперативном режиме ее работы, но и некоторые другие способы, имеющие явно условнорефлекторную природу, или, говоря в более общих терминах, они могут использовать определенные алгоритмы (программы), т. е. получать решение автоматически, а не за счет использования ресурсов образной памяти. Например, крыса может идти к тем кормушкам, откуда получает большее обонятельное раздражение, либо она может идти к тем кормушкам, в которых еще не была и, следовательно, в которых пока не оставила маркирующего обонятельного следа. Наконец, животное может использовать простое правило — последовательно посещать соседние коридоры, решение задачи при этом будет абсолютно правильным и оптимальным, хотя о ПООП в этом случае говорить не приходится.

Возможность решения задачи этим способом, однако, представляется маловероятной, так как было показано, что если первые выборы коридоров в лабиринте навязываются животному экспериментатором (например, в данном опыте крысе предоставляется возможность получить пищу лишь при проходке 4-го, 7-го и 8-го коридоров, ибо дверцы во все остальные заперты), то животное все равно правильно решает задачу ПООП — при предоставлении свободного выбора оно идет лишь к тем кормушкам, из которых не получало пищи в данной пробе, и не посещает те коридоры, в которых уже приняло пищу из-за навязанного экспериментатором режима. Следовательно, в решении данной задачи крысы в самом деле используют ПООП, а не программу посещения рядом расположенных коридоров (Olton, 1982).

Роль запаховых следов контролировали следующим образом. В конце каждого коридора устанавливалась платформа с пищей. Платформы были неподвижными, тогда как лабиринт поворачивали после каждого выбора животным того или иного коридора. Следовательно, животное не могло выбирать «правильный» коридор на основе каких-либо запаховых следов, оставляемых после посещения данного коридора, ибо на месте «правильного» мог

оказаться тот, который животное только что посетило и, следовательно, оставило в нем свой запаховый след. Оказалось, что в этих условиях крысы прекрасно справляются с задачей. Следовательно, запаховые следы не играют существенной роли в организации ПООП у крыс (Olton, 1977).

Методом РЛ можно попытаться оценить объем ПООП, так как наличие множества коридоров позволяет делать количественные прикидки. Оказалось, что с увеличением числа коридоров РЛ с 12 до 24 начинает расти количество ошибок, допускаемых животными, например, на 12-м выборе: если в 12-лучевом коридоре на 12-м выборе (т. е. последнем для этого лабиринта) количество ошибок превышало рассчитанное по закону случая на 50 %, то в 24-лучевом РЛ количество ошибок на 12-м выборе (т. е. в «середине» всех выборов для этого РЛ) отличалось от рассчитанного по закону случая лишь на 30 % (Bureš, Burešová, 1986); если построенную по таким экспериментальным точкам кривую экстраполировать на то максимальное количество коридоров, которое должен иметь РЛ, чтобы выполнение животными теста ПООП достигло случайного уровня, то получаются значения порядка от 40 до 50 %, т. е. по этим оценкам объем ПООП находится где-то между этим количеством местонахождений пищи и/или ее отсутствия в окружающей среде. С другой стороны, по оценкам других авторов, объем ПООП у крыс не превышает 15 символов (Olton, 1982).

Методом РЛ можно также оценить и длительность ПООП. Для этого опыт в РЛ прерывают после совершения животным половины выборов (например, 6 выборов в 12-лучевом РЛ) и возобновляют вновь лишь по истечении того или иного промежутка времени. Так как опыт проводится на уже хорошо решающих задачу животных, его возобновление через некоторый промежуток времени может привести лишь к ошибкам повторения уже сделанных до перерыва выборов; если после такого перерыва животное допустит 50 % ошибок, это будет означать, что предшествующие перерыву выборы полностью забыты. Такова схема рассуждений; опыты же показали, что как в 12-, так и в 24-лучевом РЛ процент подобных ошибок повторения увеличивается с увеличением длительности перерыва, достигая случайного уровня через 40—60 мин (Bureš, Burešová, 1986]. Отсюда делается заключение, что время хранения информации в ПООП не зависит от ее объема.

Однако с использованием той же самой методики изучения ПООП другие исследователи получают необычно длительные времена сохранения для символов рабочей памяти (порядка 6—8 ч) (Beatty, Shavalia, 1980).

По-видимому, как справедливо подчеркивает Буреш, дело здесь в том, что при многократном проведении опытов с ПООП в РЛ, особенно при длительных интервалах (перерывах между первой и второй половинами опыта), животные начинают переходить на другую стратегию решения задачи, не имеющую ничего общего с ПООП, а использующую алгоритмы цепных условных рефлексов (Bureš, Burešová, 1985).

Следует отметить прежде всего, что и с этологической точки зрения представляется маловероятным наличие столь длительного времени хранения индивидуальных символов в ПООП. Ведь эта память сформировалась под давлением естественного отбора — основного вектора эволюционного процесса, в определенных экологических условиях, рассмотрение которых приводит к выводу о нецелесообразности иметь максимальное (с точки зрения возможностей) время хранения символов в соответствующих регистрах ПООП дольше времен порядка 1 ч (Hinde, 1975; Barnett et al., 1978). Впрочем, и эта точка зрения спорна и требует дальнейших, этологически ориентированных исследований.

В этом плане особенно интересны работы, в которых дается анализ факторов возникновения условнорефлекторных стратегий решения задачи в РЛ. Было показано, что в развитии этих стратегий существенное значение имеет предшествующий опыт животных — если в Y-образном и сложном Т-образном лабиринте у них предварительно вырабатывается так называемая пространственно-моторная асимметрия (Рябинская и др., 1984), т. е. достоверное преобладание право- и левосторонних реакций, то этот навык переносится в ситуацию РЛ и формально приводит к успешному решению задачи на ПООП, хотя, конечно, в этом случае животное использует для решения задачи не ПООП, а условнорефлекторную память, т. е. программу, хранящуюся в долговременном хранилище (Батуев и др., 1984; Ашихмина, 1985). Авторы подчеркивают, что стратегия решения данной задачи путем использования постепенно вырабатывающейся пространственно-моторной асимметрии характерна и для животных без специального предшествующего обучения, что также важно в рассматриваемом контексте. Эти и подобные им опыты ясно показывают, сколь важно проводить тщательный контроль на наличие или отсутствие условнорефлекторных стратегий решения тестовых задач, по своим формальным характеристикам, казалось бы, идеально приспособленных к выявлению именно ПООП.

Кроме объема и временны́х характеристик ПООП методом РЛ у грызунов изучались и другие вопросы. Первый относится к упорядоченности символов в хранилищах ПООП. В опытах на людях с запоминанием списков символов показано, что лучше всего припоминаются первые и последние по порядку, что является следствием эффекта про- и ретроактивной интерференции (Klatzky, 1978). Проявляется ли она в ПООП? По данным ряда работ, в ПООП крыс, тестируемых в РЛ, этого эффекта нет (Olton, 1979, 1982): если животное допускает ошибку, то она с равной вероятностью может приходиться как на первые и последние, так и на промежуточные выборы. Возможно, что это отсутствие так называемого эффекта сериации связано с определенными этологическими особенностями — в природных условиях ПООП, вероятно, обслуживает определенное множество мест (символов), собранных в гнезда (кластеры), пространственно достаточно разнесенные друг от друга, благодаря чему порядок внутри гнезда (внутрикластер-

ная сериация) играет не столь важную роль, как способность запоминания самого количества релевантных символов (мест, нор и т. д.).

Сама по себе эта экспериментальная находка ставит ряд дополнительных задач, требующих специального исследования. Наблюдается ли в ПООП эффект проактивной и (или) ретроактивной интерференции? Судя по отсутствию эффекта сериации, его не должно быть. Что и на какой срок запоминается с последующим «стиранием» — отсутствие пищи в данном, уже посещенном месте, ее присутствие с последующим отсутствием из-за ее поедания животным? Короче говоря, что представляет из себя символ, над которым оперирует ПООП?

Обычная парадигма всех опытов с запоминанием символов такова: дается символ (фаза восприятия), проходит отсрочка (фаза сохранения), тестируется тем или иным образом воспроизведение (фаза воспоминания, фаза реагирования). Если опыт показывает, что воспоминание есть убывающая функция времени, то это может быть обусловлено либо спонтанным угасанием следа с ходом времени, либо эффектом про- или ретроактивной интерференции (Klatzky, 1978). Какая из этих альтернатив справедлива для теста ПООП в РЛ?

Если в опытах с ПООП в РЛ использовать так называемые гильотинные дверцы (т. е. поднимаемые и опускаемые экспериментатором), а не висячие, открываемые самим животным, то продолжительность опытов с ПООП в РЛ возрастает почти в два раза — после захода животного в данный коридор, поедания пищи и выхода из него гильотинные дверцы опускаются над всеми коридорами (включая данный), вследствие чего животному приходится оставаться на центральной платформе до следующего выбора на тот или иной задаваемый экспериментатором промежуток времени (например, 20 с), после которого дверцы поднимаются, животному предоставляется возможность реагирования, а затем вся процедура повторяется. В другой серии опытов, наоборот, интервалы времени между последовательными посещениями коридоров укорачивались благодаря тому, что на центральной платформе животное могло получать воду, что способствовало более быстрому поглощению сухой пищи в концах коридоров. Если след памяти в РЛ просто затухает со временем, то во второй серии должны были наблюдаться лучшие результаты, чем в первой. Опыты, однако, показали, что процент правильных решений задачи ПООП в РЛ при заданном фиксированном количестве коридоров (выборов) не зависит от того, используются ли между последовательными выборами короткие или длительные промежутки (например, порядка 60 мин). Отсюда можно заключить, что забывание в этой задаче вызывается скорее эффектами интерференции, чем временным затуханием следа per se (Olton, 1979). Следует, однако, вновь предостеречь, что этот вывод можно относить к ПООП лишь в том случае, если проконтролировано отсутствие стратегии условнорефлекторного решения задачи, в особенности при тестировании

часовых интервалов между выборами. В то же время следует отметить определенную несообразность между данными, указывающими на отсутствие эффекта сериации в ПООП, и данными, указывающими на наличие интерференции между символами, хранящимися в ПООП. По-видимому, этот вопрос требует будущих исследований.

К этому вопросу, вероятно, имеют отношение и следующие данные. Во-первых, показано, что в тесте ПООП в РЛ имеется так называемый эффект последних проб — животное лучше запоминает те выборы, которые являются последними для данного теста (например, 7-й и 8-й выборы для 8-лучевого лабиринта) (Olton, 1982). Следовательно, предшествующие выборы не оказывают отрицательного интерферирующего влияния на последующие — иными словами, в задаче ПООП в РЛ отсутствует проактивная интерференция. С другой стороны, отсутствует так называемый эффект первых проб — животные не запоминают первые выборы лучше, чем последующие, что также указывает на отсутствие фактора проактивной интерференции, ибо, если бы он имелся, то самые первые пробы-выборы должны были бы запоминаться лучше, чем последующие (Olton, Samuelson, 1976).

По самому смыслу и определению оперативной памяти, она должна полностью очищаться от содержимого при завершении той задачи, для которой использовалась с тем, чтобы быть готовой к переработке и временному хранению новых порций информации. Оказалось, что ПООП в РЛ обладает этим свойством, т. е. содержимое ее регистров «сбрасывается на нуль» после завершения животным выборов всех имеющихся в данном РЛ коридоров. В 8-лучевом РЛ вместо одного теста (пробы) на прохождение всех 8 коридоров животным давалось несколько последовательных таких тестов в опытный день, причем по окончании каждого из них экспериментатор на некоторое время удалял крысу из лабиринта, что служило сигналом об окончании данного теста. Оказалось, что, хотя к концу каждого такого теста количество ошибок несколько и увеличивается (так называемый эффект наполнения объема ПООП), в начале каждого следующего теста оно возвращается к исходному минимальному уровню, характерному для критерийного уровня выполнения животными одиночного теста (Olton, 1979, 1982).

Выше нами была рассмотрена основная феноменология ПООП в том виде, в каком она проявляется в методе РЛ. Однако остается фундаментальный вопрос: что определяет правильную реакцию животного в этом тесте рабочей памяти? каково, так сказать, внутреннее информационное содержание тех символов, которые записываются в регистрах ПООП?

Мы предположили, исходя из концепции И. С. Бериташвили, что этими символами могли бы являться образы местонахождения пищи и/или ее отсутствия в том или ином коридоре РЛ, т. е. в том или ином месте окружающего пространства. Но, как, на основе

какой информации, в какой системе пространственной локализации оцениваются эти местонахождения?

Проведенные рядом исследователей опыты показывают, что соответствующие местонахождения оцениваются по своеобразной «когнитивной пространственной карте», представляющей собой внутреннюю репрезентацию «в голове» животного, с одной стороны, всей окружающей обстановки, т. е. комнаты, в которой расположен РЛ, с характерными ориентирами, а с другой стороны, самого РЛ. Причем в этой «карте» представлены пространственные соотношения между различными предметами, т. е. пространственная топология среды. Рассмотрим, например, следующую модификацию опыта с РЛ. В начале теста на ПООП животное помещают в конец какого-либо коридора РЛ и там дают пищу, после чего возвращают на центральную платформу и приступают к собственно тесту ПООП. Оказывается, что и в этих условиях животное в совершенстве выполняет тест, т. е. не идет в тот коридор, в конце которого была произведена его подкормка (Olton, 1979, 1982). Очевидно, это возможно лишь постольку, поскольку животное правильно запоминает местонахождение начального пункта (конец одного коридора) и способно соотнести это местонахождение с местонахождением остальных коридоров. В целом нам представляется, что указание на «познавательные пространственные карты», проводимое зарубежными исследователями поведения животных, в значительной степени пересекается (если не совпадает) с представлениями И. С. Бериташвили о кодировании окружающей обстановки в виде образа этой обстановки, причем с изоморфным отображением в таком образе и пространственных отношений между включенными в нее предметами.

Но для того чтобы эффективно использовать «познавательную пространственную карту», необходимо уметь определять местонахождение того или иного локуса, т. е. необходимо пользоваться какой-то системой пространственной локализации. По данным ряда исследователей, тест ПООП в РЛ основан на использовании животными аллоцентрической системы пространственной локализации (т. е. системы, «апеллирующей» к внешним ориентирам); так, например, животные не способны выполнять тест ПООП в РЛ, если он со всех сторон окружен непрозрачной ширмой, на которой имеется ряд внешних ориентиров, и если эта ширма после выбора животным того или иного коридора вращается вокруг РЛ (O'Keefe, Conway, 1978; Olton, 1982). Следовательно, по этим данным, в решении задач на ПООП в РЛ животные используют аллоцентрическую систему пространственной локализации релевантного местонахождения.

Следует отметить, что этот вывод представляется несколько спорным. Дело в том, что опыты ставились на животных в условиях наличия внешних ориентиров, т. е. с самого начала предъявляемая животному задача была сформулирована, так сказать, в терминах аллоцентрической системы пространственной локализации, а затем эти ориентиры меняли свое местонахождение отно-

сительно РЛ; если животное с самого начала уже избрало аллоцентрическую систему реагирования, то оно, очевидно, легко могло «сбиваться с толку» смещением этих ориентиров. Вообще же следует отметить, что фактически все исследования ПООП в РЛ идут в условиях, благоприятствующих использованию именно аллоцентрической системы пространственной локализации, что может маскировать возможность использования в этом тесте и эгоцентрической системы пространственной локализации с корректировкой образов по обратным связям. По-видимому, необходимы исследования ПООП в РЛ при контроле за отсутствием внешних ориентиров с самого начала теста (например, путем полного экранирования РЛ со всех сторон однородной непрозрачной перегородкой) либо использование так называемого метода бассейна для изучения пространственной образной памяти (Morris, 1981).

Несмотря на ряд подчеркнутых нами, пока недостаточно ясных вопросов, в целом изучение ПООП в РЛ достигло такого уровня, что вполне допускает адекватную постановку машинных экспериментов с целью моделирования. В частности, предложена блок-схема основных информационных процессов, идущих в ПООП при ее тестировании методом РЛ (Olton, 1982).

Нейрофизиологические механизмы пространственной оперативной образной памяти. Результаты к настоящему времени уже довольно многочисленных исследований показывают, что выполнение теста ПООП крысами в РЛ резко нарушается после двустороннего поражения гиппокампальной системы. Это нарушение можно вызвать: двусторонней деструкцией системы фимбрия—форникс, двусторонним поражением энторинальной коры, двусторонней деструкцией посткомиссурального и/или прекомиссурального форникса (свода); сильный дефицит наблюдается как непосредственно после операции, так и через 50 дней после нее в РЛ с самым различным числом коридоров — от 2 до 17 (Olton, 1982). Наиболее убедительным является то, что для получения столь жесткого дефицита достаточно произвести разрушение любой массивной системы волокон, связывающей гиппокамп с остальной частью мозга; необходимо только, чтобы такие разрушения были полными, ибо если разрушения частичны, то дефицит, хоть и имеется, проявляется не столь резко и подлежит быстрому (например, в течение 10 дней) восстановлению. По мнению группы Олтона, этот дефицит ПООП специфичен для поражения гиппокампальной системы, так как с такой силой и продолжительностью он не проявляется при двусторонних повреждениях у крыс ряда других мозговых структур — хвостатого ядра, амигдалы, заднего неокортекса, переднего неокортекса, включая фронтальную кору (Olton et al., 1979; Olton, 1982). Поражения перечисленных структур мозга если и приводят (по данным этих авторов) к дефицитам в тесте ПООП, то относительно слабым и быстро восстанавливающимся. С другой стороны, ряд данных указывает на существенные дефициты на данной задаче в РЛ после двусторон-

них поражений у крыс префронтальной коры (Kolb et al., 1984); после двусторонних поражений заднего неокортекса, включающего затылочную кору (Goodale, Dale, 1981) и после обширных двусторонних поражений верхнего двухолмия (Dean, Wolf, 1981). Кроме того, резкие дефициты в задачах ПООП в РЛ наблюдаются при вызове гиппокампальных послеразрядов в интервале отсрочки между первой и второй половинами выборов (Olton, Wolf, 1981), а также при стимуляции зубчатой фасции (Collier et al., 1982).

Сходные нарушения наблюдались и при функциональных отключениях неокортекса путем вызова распространяющейся корковой депрессии либо путем вызова корковых послеразрядов (Bureš, Burešová, 1985). Имеется ряд работ и с попытками фармакологического угнетения либо облегчения ПООП в РЛ, которые к сожалению, пока не привели к сколько-нибудь однозначным результатам (Bureš, Burešová, 1986).

Однако вполне может случиться и так, что животное с поврежденной гиппокампальной формацией будет способно весьма хорошо выполнять рассматриваемый тест в РЛ, если оно обучено решать задачу не на основе образной памяти, а на основе своего рода цепного условного рефлекса — животное обучается совершать определенную стереотипную последовательность реакций (так называемая стратегия обучения реагирования). Возможность подобного решения задачи РЛ была показана в опытах с 17-лучевым лабиринтом, в котором каждый из коридоров на конце был снабжен своего рода подъемным мостиком. Все эти мостики в начале теста на пространственную память находились в поднятом вертикальном положении, а пища находилась за ними. Для получения пищи животное должно было совершать побежку по коридору, передними лапами опустить мостик и, пробежав по нему, взять пищу в его конце; после этого оно возвращалось обратно на центральную платформу, дабы приступить к выбору следующего коридора, и т. д. Опущенный мостик на всем протяжении теста оставался в таком же положении, так что вполне мог служить для животного сигналом, указывающим на коридор, который уже был посещен. Вначале крысы предварительно обучались выполнению этой задачи поиска пищи в таком «РЛ с подсказками» и лишь после этого подвергались повреждению свода. Опыты показали, что оперированные животные имеют лишь незначительный и быстро преходящий дефицит на данном тесте — через несколько дней после операции они безошибочно справлялись с задачей, выбирая для реагирования лишь те коридоры, в конце которых находился вертикально поднятый мостик (Olton, 1977). В данном опыте РЛ был окружен непрозрачной ширмой, так что животное не могло видеть остальной части экспериментальной комнаты и расположенных там предметов-ориентиров, хотя каждый коридор и содержал специфичный набор хорошо различимых стимулов-ориентиров. В ходе теста на ПООП после свободного выбора каждого коридора и возвращения животного на центральную платформу систему коридоров поворачивали вокруг нее. По Олтону, эта процедура

эффективно предотвращает «познавательное картирование». Фактически здесь мы имеем задачу образной непространственной ОП. В этих условиях двустороннее разрушение системы фимбрия—форникс приводило к резкому и длительному ухудшению выполнения задачи. Отсюда делается весьма важный вывод о том, что гиппокампальная система эффективно связана с организацией оперативной памяти per se, а не только с организацией оперативной пространственной памяти. Следовательно, согласно этим данным, гиппокампальная система первично связана с ПООП независимо от того, какого рода символы ей приходится обрабатывать — пространственного ли характера или непространственного (Olton, 1982). Эти данные подкрепляются и другими экспериментами, в которых часть коридоров РЛ никогда не содержала пищи на протяжении данного теста ПООП, тогда как другие коридоры использовались, как в обычной процедуре теста ПООП. Эстакадный РЛ при этом не экранировался от остальной комнаты. Оказалось, что крысы с полной деструкцией системы фимбрия—форникс имеют резкий дефицит на тесте ПООП в отношении обычных, приманенных коридоров, но не имеют каких-либо дефицитов относительно пустых коридоров. Следовательно, нарушение гиппокампальной функции само по себе не приводит к дефициту аллоцентрической пространственной локализации, но приводит к дефициту оперативной памяти, согласно которой должны отбираться обычные (т. е. содержащие пищу) коридоры (Olton, 1979).

На основе этих данных Олтон считает, что гиппокампальная система является основным мозговым субстратом оперативной рабочей памяти, независимо от того, какого рода информацию ей приходится обрабатывать — пространственного или непространственного характера (Olton, 1982). Следует особо подчеркнуть, что этот вывод о преимущественной связи гиппокампа с процессами типа оперативной памяти непосредственно следовал из более ранних работ, проведенных на кедровках (Крушинская, 1966).

Однако не всё в этом вопросе остается ясным. Во-первых, неясно, почему в опытах с образной памятью, проводимых классическим методом отсроченных реакций, обычно не наблюдается резких дефицитов в выполнении животными этого теста после гиппокампэктомии (Rosvold, 1972), хотя дефицит и наблюдается на задачах отсроченного чередования (Rosvold, 1972; Rosenkilde, 1983). Ведь обычный тест отсроченной реакции также может служить моделью оперативной памяти, причем пространственного типа, хотя последняя переменная в этом случае варьирует в менее широких пределах, чем в задачах с РЛ. Любопытно сопоставить эти экспериментальные данные с клиническими. В этом плане внимание привлекает «классический» больной Н. М. (Milner et al., 1968).

Больной Н. М., перенесший двустороннее удаление гиппокампальной формации (включая крючок и амигдалу) в 1953 г. по поводу тяжелых эпилептических припадков, имеет вот уже более тридцати лет очень резкую форму антероградной амнезии, при

сохранности основных психических функций (внимание, мотивационно-эмоциональная сфера, вербальное поведение, способность действовать и т. д.); в то же время у Н. М. наблюдается и ретроградная амнезия на события, имевшие место в 1—3 года до операции (Milner, 1958). Наибольший интерес, однако, вызывает то обстоятельство, что Н. М. способен обучаться определенному классу задач, а именно перцептивно-моторным навыкам, а также чисто перцептивным навыкам, не включающим в явном виде двигательных реакций (например, обучение так называемому зеркальному чтению — Squire, 1983). Следовательно, амнестики типа Н. М. могут вполне нормально обучаться определенным навыкам, программам, имеющим условнорефлекторную природу, и тем не менее могут проявлять поразительно бедное сохранение в памяти той информации, которая относится к отдельным явлениям, фактам, словам, картинкам, предметам и т. д.

Поэтому следует различать две формы памяти — процедуральную и декларативную, если воспользоваться терминологией, принятой в вычислительной технике. Она относится к характерным особенностям этих двух форм памяти — первая апеллирует к запоминанию процедур действия («как делать?»), тогда как вторая относится к предметам, над которыми производятся эти действия (Winograd, 1984). Например, операция умножения двух чисел — это программа и ее запоминание есть процедуральная память, тогда как запоминание самих конкретных чисел, над которыми производятся эти операции, — это декларативная память. Нам представляется, что это различие между двумя формами памяти соответствует различию, введенному И. С. Бериташвили для условнорефлекторной и образной памяти, а также различию между пропозициональным и аналоговым кодами. В самом деле, любой условный рефлекс, особенно цепного типа, представляет собой определенную программу, определенный алгоритм, т. е. является примером «процедуральной памяти», тогда как запоминание определенного конкретного стимула после его восприятия — является декларативной памятью. В таком случае можно сказать, что у больного Н. М. не нарушена в целом условнорефлекторная память, но глубоко нарушена образная память. Очевидно, что это нарушение образной памяти у Н. М. вполне может проявляться и как неспособность работы в режиме оперативной памяти, что не раз подчеркивалось и что близко аналогизирует с неспособностью крыс с поражениями гиппокампальной системы выполнять тест ПООП в РЛ.

Несмотря на сказанное, в такой интерпретации имеются и некоторые трудности. Дело в том, что у Н. М. двусторонней резекции подвергся не только гиппокамп, но и амигдала, тогда как для вызова резкого дефицита ПООП в РЛ оказалось достаточно двустороннего разрушения основных афферентно-эфферентных связей только гиппокампа.

В рассматриваемом аспекте интересны попытки моделирования глобальной амнезии больного Н. М. на приматах. Было показано,

что у обезьян перерезка свода приводит к резким нарушениям в задачах на узнавание стимулов, но не в задачах на выработку условных рефлексов (Gaffan, 1974). Обезьяне предъявляют панель с тремя ячейками, в каждой из которых может помещаться приманка. В ознакомительных пробах центральная ячейка прикрыта каким-либо одним объектом из 10. По закону случая выбирают какие-либо 5 объектов из этих 10, которые при покрытии центральной ячейки покрывают и находящуюся в ней приманку; оставшиеся 5 других объектов прикрывают пустую ячейку. Следовательно, обезьяну предварительно обучают ассоциировать, какой из этих 10 объектов связан с пищей, а какой нет. После этого предъявляют тестировочную пробу: над правой ячейкой тестовой панели последовательно помещают либо положительные, либо отрицательные объекты. Если объект положителен (т. е. на ознакомительной пробе прикрывал приманку), то обезьяна при его смещении получает пищу из этой ячейки, если же объект отрицателен, то пищу можно получить лишь в том случае, если будет смещен некоторый фиксированный объект (медный диск) с левой ячейки. Очевидно, это задача типа условнорефлекторной зрительной дифференцировки, и на этой задаче животные с перерезкой свода не имеют каких-либо дефицитов.

С другой стороны, задача на узнавание также содержит выработку условного рефлекса на положительные объекты, прикрывающие в ознакомительных пробах центральную ячейку панели, но она не содержит выработки отрицательного условного рефлекса, т. е. в ознакомительных пробах не предъявляются такие объекты, которые прикрывали бы пустую ячейку. В тестировочных пробах животному вновь предъявляется та же панель и над правой ячейкой в случайном порядке последовательно помещаются либо те 5 объектов, которые прикрывали пищу в центральной ячейке, либо совершенно новые 5 объектов, с которыми обезьяна ранее не встречалась. В случае правильного реагирования на положительные объекты, обезьяна находила в правой ячейке приманку, в случае же предъявления новых объектов над этой ячейкой она могла найти пищу лишь при смещении медного диска над левой ячейкой — правая в этом случае не содержала приманки. Очевидно, в первой задаче (условный рефлекс) правильное реагирование животного в тест-пробах не требовало запоминания и узнавания положительных или отрицательных условных стимулов как таковых: животное просто должно было реагировать на их предъявление согласно выработанному условному рефлексу — на положительный объект смещать его с правой ячейки, а на отрицательный объект смещать медный диск с левой кормушки, т. е. это была реакция на наличный условный раздражитель. С другой стороны, во второй задаче в тест-пробах правильное реагирование животного могло зависеть, во-первых, лишь от запоминания положительных условных сигналов как таковых, а во-вторых, от результата сравнения их образов с наличными положительными объектами (результат — сбрасывание объекта с пра-

вой ячейки) либо с совершенно новыми, ранее не предъявлявшимися объектами (результат — сбрасывание медного диска с левой ячейки).

Опыты ясно показали, что обезьяны с перерезкой свода нормально выполняют первую задачу и обнаруживают резкие затруднения в выполнении второй. Это важный результат, ибо в данном опыте речь идет о нарушении образной непространственной памяти. С другой стороны, этот результат очень хорошо согласуется с представлениями Олтона относительно привязки гиппокампа к процессам оперативной памяти, независимо от того обладают ли ее символы пространственными или непространственными характеристиками.

С другой стороны, Мишкин с сотрудниками (Zola-Morgan et al., 1982) нашли, что у обезьян с двусторонними комбинированными разрушениями гиппокампа и амигдалы нарушается выполнение задач на зрительное узнавание, но не на выработку зрительной дискриминации паттернов. Наоборот, у обезьян с двусторонними удалениями нижневисочной коры нарушается выполнение задач на выработку зрительных дискриминаций паттернов, но не нарушаются задачи на зрительное узнавание. Особо существенно, что у больного Н. М. имеется дефицит на задаче узнавания, но не выработки зрительной дискриминации (Squire, 1983).

Исходя из этих данных, можно думать, что даже непространственная образная зрительная память каким-то пока неясным способом связана с функционированием гиппокампального комплекса. Что же касается теста зрительной дискриминации паттернов, то его вполне можно рассматривать в качестве примера процедуральной памяти, т. е. условнорефлекторной памяти по терминологии И. С. Бериташвили. В настоящее время хорошо известно, что зрительная дискриминация паттернов связана с функционированием нижневисочной коры у обезьян и ее аналогов у хищных (Натишвили, 1974; Campbell, 1978). Следовательно, и на мозговом (субстратном) уровне механизмы образной (декларативной) и условнорефлекторной (процедуральной) памяти в значительной мере оказываются разделимыми.

До сих пор все же остается неясным — необходимо ли для получения дефектов образной памяти у людей и обезьян комбинированное поражение гиппокампа и амигдалы или же достаточно двустороннего поражения одного только гиппокампа. Судя по данным Мишкина (Mishkin, 1978), обезьяны с двусторонними комбинированными поражениями гиппокампа и амигдалы имеют большой дефицит на задаче узнавания, чем обезьяны с двусторонним изолированным поражением одного только гиппокампа (хотя см.: Squire, 1983).

Надо иметь в виду и следующее обстоятельство. Если в работе Гаффана дефициты в задаче на узнавание можно было получить у обезьян путем перерезки свода аналогично Олтону, получающему дефицит ПООП в РЛ крыс после подобной же перерезки, в других работах подчеркивается, что на трех задачах, имеющих

отношение к памяти у обезьян (конкурентная дискриминация, задачи на ассоциацию, задачи на узнавание), поражение свода давало значительно меньший дефицит, чем повреждение собственно гиппокампа (Moss et al., 1981). Далее, имеющиеся данные говорят в пользу того, что у людей поражения свода (например, его секция) либо приводят к незначительным дефицитам памяти, ни в коей мере несопоставимыми с ее дефицитами при медиальных битемпоральных поражениях, либо вовсе не приводят к таковым (Squire, 1982).

Таким образом, несмотря на то что общая ориентация поиска мозговых основ энграммы постепенно проясняется, на этом пути пока все еще много неясного. Однако очевидно, что именно ассоциативные структуры мозга имеют прямое отношение к организации различных систем памяти.

Интересные данные относительно возможных нейронных механизмов ПООП были получены в опытах с РЛ, в которых производилась длительная (на протяжении нескольких часов) регистрация активности пирамидных клеток дорсального гиппокампа крыс (Olton et al., 1978). В этих опытах пища закладывалась в различные коридоры РЛ по закону случая, так что для ее оптимального поиска животное должно было многократно пробегать в стандартной последовательности все коридоры РЛ. С нашей точки зрения, этот тест не является тестом на собственно ПООП, ибо его выполнение основывается на выработке определенного алгоритма (программы) реагирования для поиска пищи. Тем не менее он удобен для получения надежных данных относительно активности клеток мозга в ходе свободного поведения животных, ибо позволяет набирать достаточную статистику нейронных регистраций для обоснованных суждений об их приуроченности к тем или иным элементам поведения животных либо к тем или иным пространственным элементам РЛ.

В этих опытах было обнаружено, что многие клетки гиппокампа характеризовались свойствами «клеток местонахождения» по О'Кифи (O'Keefe, 1976), причем их пространственные рецептивные поля (т. е. участки пространства, при нахождении в которых животного данный нейрон селективно изменял свою фоновую активность), как правило, включали определенные коридоры РЛ, иногда расположенные рядом, а иногда разнесенные друг от друга на значительные углы. Такие пространственные рецептивные поля одиночных нейронов гиппокампа могли являться либо полями on-типа, либо off-типа; в первом случае это были те коридоры РЛ, при попадании в которые животного нейрон активировался, т. е. учащал свою фоновую импульсацию, тогда как во втором случае это были те коридоры РЛ, в которых тот же нейрон тормозился, т. е. урежал частоту своей фоновой импульсации. Следует отметить, что подобная классификация «клеток местонахождения» проводилась на основе достаточно строгих критериев математической статистики. Соответственно весь РЛ мог разбиваться на непересекающиеся пространственные участки, представляющие со-

бой либо on-поля, либо off-поля, либо нейтральные области, в которых частота разрядов данного нейрона не отличалась от фонового среднего. Очевидно, для какого-либо другого «нейрона местонахождения» это разбиение РЛ на пространственные локусы в общем случае могло иметь другой характер (рис. 116).

Существенно, что, подобно О'Кифи, Олтон подчеркивает, что изменение фоновой активности этих гиппокампальных клеток происходило только при попадании животного в данный определенный локус пространства, т. е. в данное рецептивное поле нейрона;

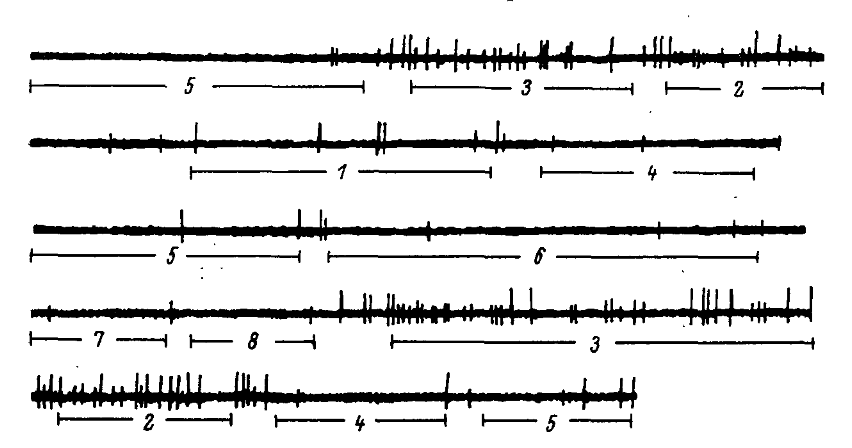


Рис. 116. Активность нейронов дорсального гиппокампа крысы при пробежках по коридорам радиального лабиринта (по: Olton, 1977).

Осциллографическая запись активности одиночной клетки, регистрируемой металлическим микроэлектродом. Уровень активности клетки строго коррелирует с местонахождением животного в пространстве. Импульсация клетки низка при местонахождении животного в коридорах *1*, *4*, *5*, *6*, *7* и *8*, высока при местонахождении животного в коридорах *2* и *3*. Тем самым рецептивное поле данной клетки разделяет весь радиальный лабиринт на небольшое on-поле и значительно большее off-поле.

именно этот параметр оказывался определяющим стимулом, ибо на активность нейрона в этом случае не влияли ни отвлечения внимания животного самыми различными стимулами, ни насыщенное или голодное его состояние, ни тип поведения, осуществляемого животным в данном локусе — обнюхивание, поедание, груминг, повороты на разные углы в пределах локуса; животное можно было даже взять в руки и поднять на небольшую высоту — если оно при этом оставалось в пределах локуса, нейрон продолжал селективно реагировать (O'Keefe, 1976; Olton et al., 1978).

В настоящее время имеются определенные данные, позволяющие представить себе ту информацию, на основе которой подобная гиппокампальная клетка «узнает» о том, что животное находится в данном месте окружающего пространства. В одном из опытов, демонстрирующих принцип «узнавания» (O'Keefe, 1976), крыс тестировали в камере, на стенках которой располагались по одному хорошо различимые ориентиры (например, на одной стенке имелась лампочка, на другой — вентилятор, на третьей — кар-

точка с рисунком, а на четвертой — звучащий динамик); после нахождения и идентификации гиппокампальной «клетки местонахождения» экспериментатор начинал удалять со стен камеры различные ориентиры. Оказалось, что удаление какого-либо одного из них не влияет на пространственно-детекторные свойства клетки, тогда как удаление любых трех из имеющихся четырех ориентиров приводит к потере ею свойства быть «клеткой местонахождения». Следовательно, согласно О'Кифи, гиппокампальные «клетки местонахождения» функционируют в своем необычном амплуа за счет оценки животным пространственных локусов на основе аллоцентрической системы пространственной локализации, причем используемая для этого система внешних ориентиров должна быть достаточно богатой.

Любопытно, что, наряду с «клетками местонахождения» О'Кифи, в том же гиппокампе крыс удалось найти и «клетки смещения». Последние селективно реагируют на прохождение животным метрически определенного пути между двумя участками пространства (например, при прыжке животного с одного объекта на другой с фиксированным расстоянием между ними) (O'Keefe, 1976). Следовательно, «пространственная карта», используемая животным в задачах на ПООП, отображает как топологические, так и метрические взаимоотношения между объектами окружающей среды.

Однако несмотря на большой интерес, вызываемый этими данными, все же остается неясным вопрос об использовании «клеток местонахождения» в процессах собственно памяти.

В этом плане определенный интерес представляют данные, направленные на выяснение времени появления в гиппокампе «клеток местонахождения» при первом попадании животного в относительно новую для него среду (Hill, 1978). Вначале крыс обучали в простой камере брать пищу из кормушки, находящейся у одного конца камеры, после нажатия на педаль, расположенную в противоположном конце той же камеры. После завершения этого предварительного обучения крыс сразу же переводили в незнакомую экспериментальную ситуацию — Т-образный лабиринт, где они должны были демонстрировать поведение типа отсроченного чередования между двумя плечами лабиринта, содержащими кормушки с пищей. Оказалось, что уже в самых первых пробах в дорсальном гиппокампе некоторые клетки проявляют характерные признаки «клеток местонахождения». При этом интересно, что, раз сформировавшись, каждая из таких клеток оказывается весьма стабильной в отношении собственного пространственного рецептивного поля и в отношении времени, проходящего после ее формирования. Хилл (Hill, 1978) отмечает, что возникшие в первых пробах «клетки местонахождения» остаются таковыми в отношении определенных (весьма ограниченных по размерам) локусов лабиринта на протяжении нескольких дней. Интересно и другое обстоятельство — некоторые гиппокампальные клетки приобретают свойство быть «клетками местонахождения» не сразу,

но все же очень быстро — не позднее чем через 10 мин после попадания животного в новую обстановку. На наш взгляд, эти опыты показывают, что «пространственная карта», как и образ в смысле И. С. Бериташвили, может формироваться очень быстро, при первом же восприятии животным окружающей обстановки (конечно, если допустить пока еще не доказанное положение, что «познавательная карта» формируется путем объединения в определенную функциональную систему некоторого множества «клеток местонахождения» (O'Keefe, 1983).

Наконец, в заключение этого раздела следует отметить, что подобно ПООП в РЛ «клетки местонахождения» в гиппокампе крыс, так сказать, прекращают свое существование после повреждений свода или энтеринальной коры (Miller, Best, 1980).

Образная память и отсроченная реакция. Этот любопытный тест был введен в свое время Хантером (Hunter, 1913) для исследования у животных и детей наличия «представлений».

Тест отсроченной реакции (ОР) используется и по сей день в двух вариантах, предложенных еще Хантером, — прямом и непрямом. В прямом варианте ОР животное должно запоминать непосредственно воспринимаемую приманку как натуральный условный сигнал, тогда как в непрямом варианте оно должно запоминать некоторый искусственный условный сигнал, например тон определенных параметров, условнорефлекторно связанный с пищевым подкреплением. Опыты как с прямым, так и непрямым вариантом ОР обычно проводятся на приматах в так называемом Висконсинском тестировочном аппарате, а на других животных по методу свободного движения в экспериментальных комнатах либо камерах того или иного размера (рис. 117); конечно же, и на приматах они могут проводиться в ситуации свободного движения (Бериташвили, 1974).

Тест ОР в прямом варианте. Находящемуся в стартовой клетке животному предъявляется пищевая приманка, которая может непосредственно восприниматься им на основе той или иной рецепции (зрительной, слуховой, кинестетической, вестибулярной, обонятельной, вкусовой либо всеми этими рецепциями совместно, либо в той или иной комбинации), после чего приманку скрывают в одной из нескольких (чаще всего двух) кормушках, совершенно идентичных по внешнему виду, но расположенных в разных местах пространства. Эту фазу ОР называют фазой восприятия стимула. За ней следует фаза собственно отсрочки — интервала времени той или иной деятельности, задаваемой экспериментатором. На протяжении отсрочки ситуация может экранироваться от стартовой клетки, так что находящееся в ней животное не может воспринимать на протяжении отсрочки тестовый отдел аппарата или комнаты. По окончании отсрочки непрозрачный экран (если таковой был использован) убирается, а животное выпускается из стартовой клетки (при использовании Висконсинского аппарата клетка с животным просто придвигается к тестовой панели с кормушками, так что обезьяна может передней конечностью открыть

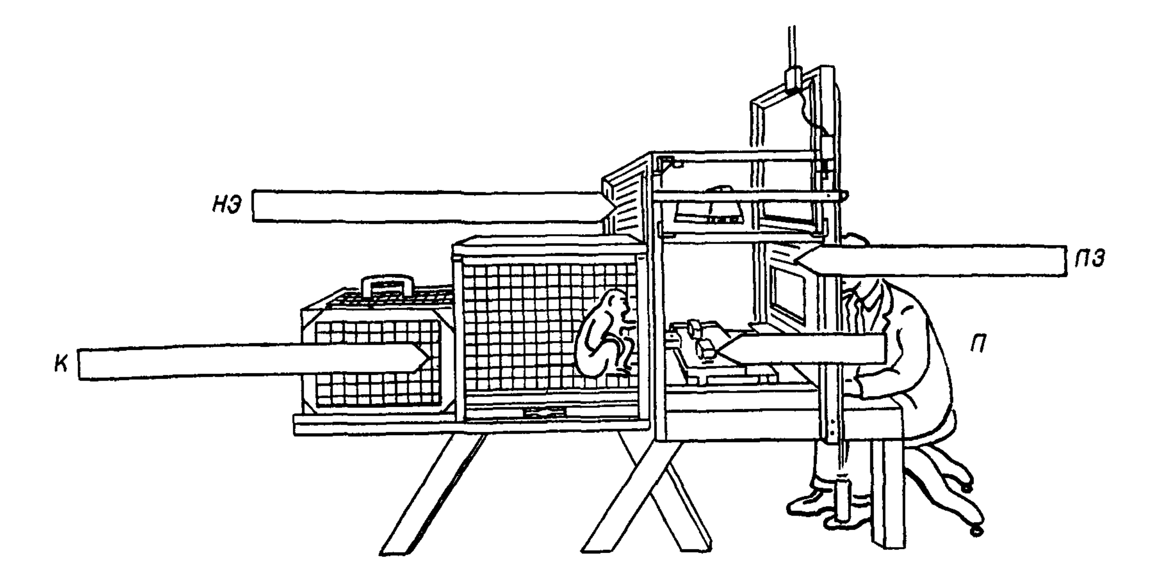


Рис. 117. Различные ситуации тестирования отсроченной реакции (по: Бериташвили, 1961; Fletcher, 1965; Натишвили, 1985).

В верхней части рисунка — схема Висконсинского тестировочного аппарата. *К* — транспортировочная клетка; *НЭ* — непрозрачный экран, опускаемый в интервале отсрочки; *ПЭ* — прозрачный экран для наблюдения за реакциями животного; *П* — подставка с кормушками, прикрытыми колпачками. В фазе восприятия приманка на глазах у животного помещается в одну из кормушек. *В нижней части рисунка справа* — схема тестирования животных по методу свободного движения. В прямом варианте отсроченной реакции пища закладывается на глазах у животного в одну из 4 кормушек (*К*). В непрямом варианте производится предварительная выработка условного рефлекса: появление на экране (*ЭК*) квадрата (*А*), побежка к кормушке № *1*, появление треугольника (*Б*), побежка к кормушке № *2*. *КЛ* — клетка с животным; *СЭ* — стол, за которым находится экспериментатор; *Па* — проекционный аппарат; *Ск* — окно; *Дв* — дверь; *Шк* — шкаф.

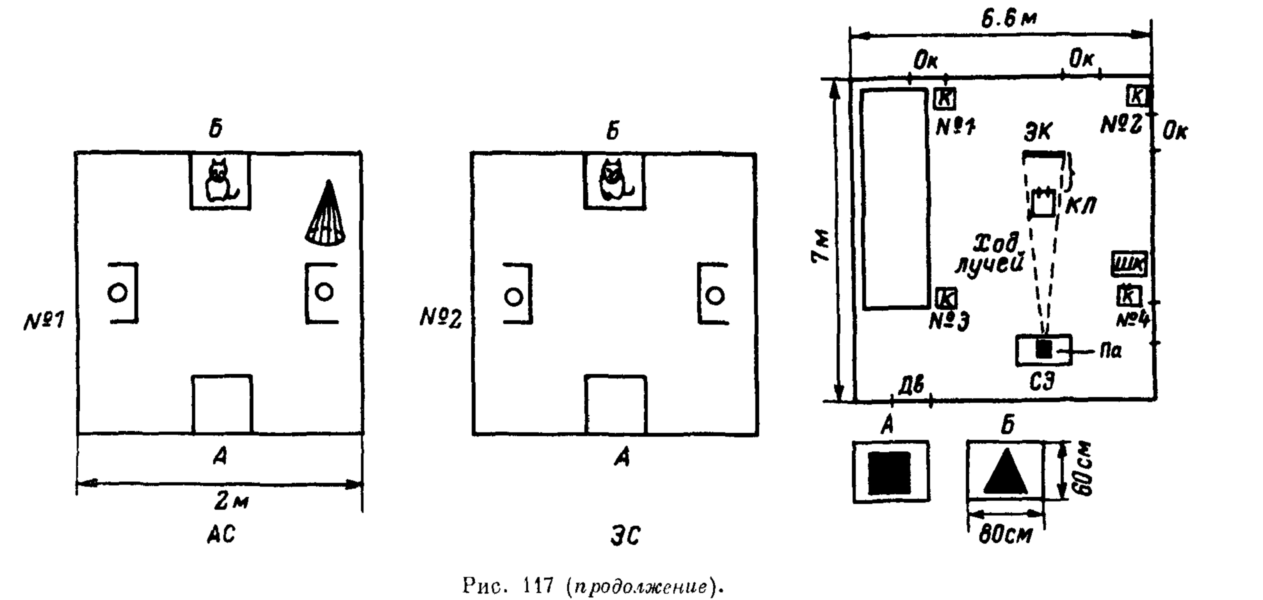


Рис. 117 (*продолжение*).

В нижней части рисунка слева и в центре — схема тестирования инвертированной отсроченной реакции. В момент восприятия приманки в одной из кормушек (*№ 1* или *№ 2*) животное находится в одной из стартовых клеток (*А* или *Б*), а к моменту реагирования переносится в противоположную клетку. *АС* — аллоцентрическая система: имеется внешний ориентир — конус. *ЭС* — эгоцентрическая система: внешнего ориентира нет, ситуация симметрична и однородна.

одну из них) — наступает фаза реагирования, во время которой животное может совершать правильные или неправильные реакции (в первом случае оно должно открыть лишь ту кормушку, которая была заряжена пищей на фазе восприятия; подход и открывание любой другой кормушки засчитывается в качестве ошибки). Правильные реакции животного подкрепляются из соответствующей кормушки, неправильные реакции не подкрепляются. После этого животное возвращают в стартовую клетку и пробу на ОР считают завершенной. Начинается так называемый межпробный интервал той или иной продолжительности, по окончании которого проводится следующая проба ОР, состоящая из уже описанных трех фаз. Предъявление приманки в той или иной кормушке на последовательных пробах рандомизируется, чтобы исключить выработку позиционного условного рефлекса. Обычно в опытный день животному дается определенное количество проб, зависящее от особенностей его пищевой мотивации. Выполнение ОР оценивается по числу проб, потребовавшихся животному для достижения некоторого заданного критерия выполнения (например, не менее 90 правильных реакций в блоке из 100 проб) при заданном интервале отсрочки, выбираемом из некоторого множества таковых, обычно разной продолжительности. По полученным экспериментальным данным строится график зависимости уровня выполнения ОР от длительности отсрочки (Fletcher, 1965).

Тестирование ОР по непрямому варианту. У животного в тех же ситуациях предварительно вырабатывают инструментальные условные рефлексы двигательного типа (побежки или манипуляторные движения конечностей) на некоторые искусственные условные сигналы типа: $S_1 \rightarrow R_1$ (например, первый тон — побежка к кормушке № 1), $S_2 \rightarrow R_2$ (второй тон — побежка к кормушке № 2). После достаточного упрочения этих наличных искусственных инструментальных условных рефлексов приступают к тестированию собственно ОР. Находящемуся в стартовой клетке животному в данной пробе предъявляется один из условных сигналов (фаза восприятия), по прекращении которого следует фаза отсрочки, а затем фаза реагирования, в течение которой животное отпускается из стартовой клетки. Правильная реакция заключается в побежке животного (или манипуляторном движении конечности в Висконсинском аппарате) к той кормушке, которая условнорефлекторно была связана с данным сигналом; такие реакции подкрепляются; ошибочные реакции не подкрепляются. По возвращении животного в стартовую клетку начинается межпробный интервал, после чего приступают к следующей пробе ОР. Вся остальная процедура тестирования такая же, что и в прямом варианте.

Было достаточно убедительно показано, что ОР не сводится к следовому условному рефлексу, позиционному условному рефлексу и условному рефлексу на время (Konorski, 1970; Фирсов, 1972; Бериташвили, 1974; Мордвинов, 1982). В связи с этим встает весьма важный вопрос: что определяет способность животного

правильно решать задачу ОР в условиях отсутствия на фазе реагирования ключевого стимула?

Несмотря на более чем полувековую историю изучения ОР, однозначного ответа на этот вопрос мы не имеем и по сей день. Согласно представлениям И. С. Бериташвили, правильное выполнение ОР основано на сохранении и репродукции образа приманки и ее местонахождения, формируемого на фазе восприятия теста ОР (Бериташвили, 1974); близкие взгляды, хотя и в менее категоричной форме, высказывались Конорским (Konorski, 1970) и Л. А. Фирсовым (Фирсов, 1972; Фирсов и др., 1979), а в последнее время и некоторыми представителями «западной нейропсихологии» (Rosenkilde, 1983). В то же время другие представители этой школы, настроенные более бихевиористично, оставляют вопрос открытым, говоря лишь о некой «скрытой цепи ориентировочных реакций», возникающих как продолжение «открытой реакции наблюдения» за приманкой на фазе ее восприятия (Fletcher, 1965). Исходя из всего материала данной главы, нам представляется возможным и в настоящее время эвристически наиболее выгодным апеллировать к понятию «образ воспринятого объекта» в качестве внутреннего фактора, детерминирующего правильную реакцию животного в тесте ОР. В рассматриваемом аспекте понятия «конкретный образ» по И. С. Бериташвили и В. Д. Глезеру и «познавательная карта» по Толмэну—О'Кифи—Олтону, «субъективно переживаемые образы при мысленном вращении объектов» по Шепарду и «память на однократно воспринятый эталон» по Е. Н. Соколову (1969) представляются в известной мере синонимичными; это, так сказать, возвращение к первоначальной концепции Хантера относительно природы ОР, но на более высоком и софистицированном уровне. В самом деле, ведь теперь речь идет не о простом и антропоцентрическом перенесении данных интроспекции человеческого сознания на объяснительную канву для некоторых нетривиальных форм поведения животных, а об уточнении и экспликации самого понятия «обобщенных и конкретных образов» (Веккер, 1974). Более того, имеются попытки математической формализации понятия «образ» с точки зрения общей теории отражений — например, известная концепция так называемого вторичного изоморфизма по Шепарду (Shepard, Chipman, 1970; Shepard, 1984), в своей содержательной части весьма близкая к идеям Л. М. Веккера.

В экспериментальном плане школой И. С. Бериташвили был накоплен весьма обширный фактический материал по ОР, суммированный в его широко известной монографии (Бериташвили, 1974). Отличительная черта этих исследований, относящаяся к феноменологии ОР, заключается в рассмотрении характеристик ОР не только у животных одного вида, как это было при изучении психонервного поведения, проводившемся в основном на собаках, но и в использовании филогенетически ориентированного подхода, а в дальнейшем и онтогенетических исследований ОР (Хананашвили и др., 1980). Существенно, что если вначале основное

внимание обращалось на такие феноменологические характеристики образной памяти в ОР, как длительность удержания следа (так называемый максимум отсрочки — максимальные величины интервала отсрочки, при которых животное еще способно правильно выполнить тест), то в дальнейшем внимание было перенесено на исследование некоторых других ее характеристик, по всей вероятности более информативных для выяснения внутренней архитектуры самого теста ОР (Натишвили, 1974, 1979; Нанейшвили, 1985), а тем самым и внутренней организации системы образной памяти.

С другой стороны, важным представляется вычисление двух сторон психической памяти — одной, связанной с ее организацией как таковой, и другой, связанной с ее регуляцией (Хананашвили и др., 1980). Система регуляции памяти включает ряд неспецифических (в широком смысле) факторов типа общей активации мозга, цикла сон—бодрствование и мотивационно-эмоциональных процессов, осуществляющих регуляторные воздействия на систему памяти (Хананашвили и др., 1980; Нанейшвили, 1985). Выделение системы регуляции памяти в качестве самостоятельной представляется интересным и в том плане, что позволяет подойти к экспериментальному анализу весьма сложных и запутанных вопросов о ее включении в надорганизменные, т. е. «социальные» аспекты поведения животных в условиях их взаимодействия в локальных популяциях (Хананашвили, Орджоникидзе, 1979; Adams, 1979). В частности, в исследованиях на щенках было показано, что полная или частичная внутривидовая депривация (в особенности изоляция от сверстников), производимая на ранних этапах онтогенеза (изоляция в течение первых трех месяцев), приводит к драматическим нарушениям в последующем развитии и проявлении кратковременной образной памяти, выявляемой как прямым, так и непрямым вариантами ОР; авторы считают, что причиной нарушения памяти служат нарушения эмоциональной сферы у социально депривированных животных, т. е. нарушения регуляторных механизмов памяти (Хананашвили, Орджоникидзе, 1979). С другой стороны, подобный более динамический подход позволяет реально ставить и решать вопрос об управлении психической памятью через воздействия на систему ее регуляции и систему нейронных кодов собственно памяти (Бехтерева, 1980).

Как мы уже отмечали, на начальных этапах изучения ОР основное внимание исследователей привлекало установление так называемого максимума отсрочки; однако вскоре оказалось, что этот показатель не является особо информативным, ибо сильно варьирует не только в пределах вида, но и у одного и того же животного при использовании различных процедур тестирования ОР в различных ситуационных условиях (Fletcher, 1965). С нашей точки зрения, это является следствием часто неучитываемого фактора интерференционного воздействия множества проб ОР, предъявляемых в «массированном» порядке в течение опытного дня; характерно, что И. С. Бериташвили (1974) для выявления долго-

временной образной памяти считал необходимым в опытный день давать лишь одну пробу. Тем самым в первую очередь снимаются эффекты так называемой проактивной интерференции, т. е. негативного воздействия предшествующих данной пробе экспозиций запоминаемого материала на выполнение ОР в данной пробе. Было показано, что в условиях минимизации фактора проактивной интерференции собаки при изолированном зрительном восприятии приманки способны к необычно длительным отсрочкам порядка 24 ч, что никогда не наблюдается при обычной постановке опытов с ОР (Натишвили, 1974, 1979а). При прямом варианте ОР эффект ретроактивной интерференции (т. е. негативное влияние на запоминаемый в данной пробе материал последующего предъявления сходного) почти не проявляется (Бериташвили, 1974; Натишвили, 1974, 1979а). Однако эффект ретроактивной интерференции проявляется в сильной степени, если в тесте ОР животное должно запоминать не одно какое-либо место, как это бывает при обычном тестировании ОР, а несколько таких мест (Натишвили, 1974, 1979а).

В природных условиях обитания животное должно использовать ресурсы своей образной памяти для оптимального приспособления к данной экологической нише; естественно, что оно должно запоминать не один какой-либо объект, а множество таковых, причем это множество по необходимости должно быть «размытым» и довольно быстро меняющимся. В таких условиях временные характеристики образной памяти, как нам кажется, в каком-то смысле отходят на задний план, уступая место другим и пока что еще мало изученным характеристикам типа объема памяти, ее подверженности факторам про- и ретроактивной интерференции, характеру считывания информации, роли неспецифических факторов регуляции памяти (внимание, мотивация, эмоция). Ведь недаром Эшби приводил яркий пример с крысой, обитающей в канализационной трубе: в ней крыса сталкивается с системой предприманки, заложенной отравителем. Вначале подозрительное животное берет незнакомую пищу лишь маленькими порциями, но запоминает вкус пищи и ее расположение; благодаря этому крыса идет туда на второй и третий день, а на четвертый, съев всю пищу, отравляется и погибает. Если же у крысы не будет долгосрочной памяти, она выживает. Следовательно, при контакте с внешней средой данной организации крысе явно невыгодно иметь хорошую память; длительное существование животных в такой среде может легко привести к эволюции в направлении уменьшения ряда характеристик памяти, типа ее длительности или емкости (Ashby, 1966).

С другой стороны, в природных условиях животное при запоминании какого-либо жизненно важного объекта (пищи, хищника, полового партнера и т. д.) никогда не находится в стартовой клетке, а должно непрерывно менять собственное местонахождение. Следовательно, чтобы выжить, оно должно быть способно к определенным корректировкам тех образов, которые возникли в резуль-

тате собственного перемещения после исходного восприятия биологически важных объектов и окружающих их ориентиров. Несмотря на естественные затруднения в исследовании таких вопросов по схеме ОР, в лабораторных условиях все же можно несколько условно выделить две основные системы пространственной памяти: а) эгоцентрическую систему и б) аллоцентрическую систему. В первом случае животное запоминает объект исключительно по отношению к собственному местонахождению; всякое изменение последнего должно вносить корректировку в соответствующие образы. Во втором случае (т. е. при запоминании объекта относительно внешних ориентиров) нет необходимости иметь подобную коррекцию, но необходимо иметь достаточный объем памяти. Первую ситуацию, на наш взгляд, очень хорошо моделирует в лабораторных условиях предложенный нами тест инвертированной ОР (Натишвили, 1978, 1979а, 1979б). После восприятия приманки в совершенно симметричной и однородной ситуации животное переводится (или переносится) в противоположное место, откуда и отпускается. Благодаря такому переводу (переносу) ситуация инвертируется, т. е. праворасположенная (в момент восприятия) кормушка становится к моменту реагирования леворасположенной, и наоборот. Очевидно, этот тест налагает максимально возможную нагрузку на систему эгоцентрической памяти, ибо ситуация вообще не содержит каких-либо внешних ориентиров (внутренним ориентиром для правильного решения задачи может служить лишь скорректированный образ местонахождения пищи в той или иной кормушке). Оказалось, что нормальные кошки и крысы вполне хорошо справляются с данной задачей. Более того, оказалось, что критическую роль в ее выполнении играет прореальная извилина префронтальной коры у кошек и медиальная часть префронтальной коры у крыс (Натишвили, 1979б, 1986). С другой стороны, достаточно ввести в ситуацию какой-либо внешний ориентир (например, поставить у одной из кормушек игрушечный конус), как животное, по-видимому, переходит к использованию аллоцентрической системы, так как те же кошки с удалениями префронтальной коры не проявляют сильного дефицита на задаче инвертированной ОР, но теперь таковой начинают проявлять кошки с удалениями теменной ассоциативной коры, не проявлявшие дефицита на задаче инвертированной ОР без ориентира (рис. 118) (Натишвили, 1986).

О нейрофизиологических механизмах отсроченной реакции. В настоящее время можно считать твердо установленным, что ОР у приматов, хищных и грызунов в максимальной степени нарушается при удалении структур передней ассоциативной коры — дорсолатеральной префронтальной коры и даже более ограниченных удалений всего лишь главной борозды — s. principalis у приматов (Rosenkilde, 1979, 1983; Нанейшвили, 1985), дорсолатеральной префронтальной коры у собак (Konorski, 1970; Айвазашвили, 1974), дорсолатеральной и медиальной префронтальной коры у кошек (Markowitsch, Pritzel, 1977; Натишвили, 1986), корковой

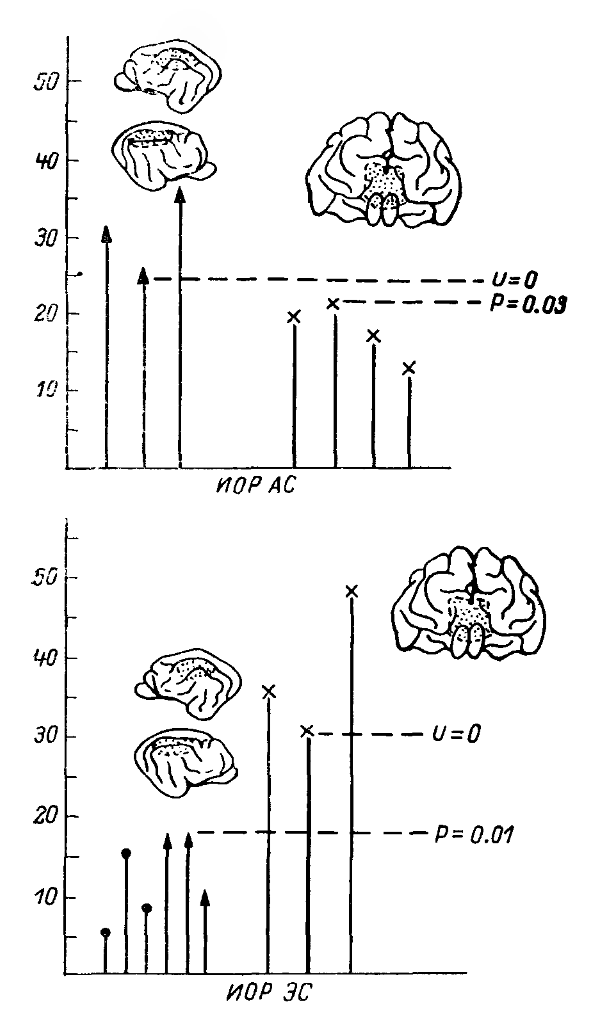


Рис. 118. Двойная диссоциация симптомов нарушения инвертированной отсроченной реакции после удалений передней и задней ассоциативной коры у кошек (по: Натишвили, 1985).

В верхней части рисунка показано нарушение выполнения инвертированной отсроченной реакции в аллоцентрической системе (*ИОР АС*) после париетальных, но не префронтальных удалений, тогда как *в нижней части рисунка* показано нарушение выполнения инвертированной отсроченной реакции в эгоцентрической системе (*ИОР ЭС*) после префронтальных, но не париетальных удалений. *По оси ординат* — количество ошибок, допущенных каждым из животных (*вертикальные прямые*) до достижения критерия выполнения на каждой из задач.

проекции дорсомедиального ядра у крыс (Kolb et al., 1974). Вместе с тем следует подчеркнуть, что при подобных удалениях нарушается не только ОР, но и ряд других тестов, по-видимому, тесно с ней связанных — отсроченное чередование и переделка пространственной дискриминации. Обращает на себя внимание и то, что дефицит ОР у представителей разных видов животных при сходных поражениях префронтальной коры, как правило, выражен не в одинаковой степени. В наиболее резкой форме он выражен у макак резусов, в меньшей степени у шимпанзе (даже при обширных двусторонних удалениях префронтальной коры), а также у хищных и грызунов (Warren, 1972). Причина этого, по-видимому, кроется в слишком большой «формальности» самого теста ОР. По меткому замечанию одного из исследователей префронтальной коры, последняя вряд ли появилась в ходе эволюции нервной системы лишь для того, чтобы нейропсихолог мог обнаружить эффект ее повреждения в лаборатории (Warren, 1972). По-видимому, крайне настоятельно требуется проведение серьезных и многоплановых, эволюционно ориентированных работ по префронтальной коре с использованием этологических методов спецификации памяти.

Несмотря на то что сам факт нарушения ОР после повреждений префронтальной коры может считаться совершенно достоверным у перечисленных групп животных, его интерпретация до сих пор является предметом дискуссии. Дело в том, что неясно, отражает ли он первичное нарушение собственно процессов образной памяти или же является следствием нарушения некоторых других процессов, не имеющих прямого отношения к памяти (повышенная отвлекаемость, нарушение восприятия, нарушение выбора программ реагирования, нарушение мотивационно-эмоциональной сферы, легкость выработки маскирующих «паразитных» двигательных рефлексов и т. д.). Вычленение и разделение различных факторов, участвующих в выполнении сложного теста ОР у нормальных животных и животных с локальными поражениями различных структур мозга (в том числе префронтальной коры), являются крайне сложной и вместе с тем увлекательной задачей экспериментальной нейропсихологии, подобной той, которая встает перед клиникой очаговых поражений мозга (Натишвили, 1974, 1979а, 1979б; Мордвинов, 1982; Нанейшвили, 1985); несмотря на то что в данной работе нет никакой возможности сколько-нибудь подробно останавливаться на нейропсихологическом аспекте анализа ОР, можно в кратком виде привести основное заключение: для вызова дефицита ОР у животных с поражениями префронтальной коры хотя и достаточно наличия дефицита в каждом из перечисленных неспецифических факторов (т. е. этот дефицит может вызываться и гиперактивностью животных, и их гиперреактивностью, и большей подверженностью интерферирующим воздействиям, и персеверативными тенденциями разного происхождения), все же ни один из них не является необходимым для вызова такого дефицита. А в таком случае никак нельзя снимать с повестки

дня гипотезу о первичном нарушении процессов образной памяти после префронтальных поражений (Бериташвили, 1974). Однако необходимо, во-первых, проверить, проявляется ли это нарушение в природных условиях (задача нейроэтологии), а во-вторых, тщательно разобраться, в каких звеньях сложного процесса образной памяти наступает нарушение после двусторонних повреждений префронтальной коры (задача экспериментальной нейропсихологии).

Подход к анализу нейрофизиологических механизмов ОР осложняется и тем, что префронтальная кора явно не является единственной областью мозга, опосредующей выполнение ОР. По представлениям западных исследователей, она занимает такое приоритетное положение лишь среди неокортикальных формаций мозга (Konorski, 1970; Warren, 1972; Pribram, 1975) (хотя см.: Натишвили, 1974). Эксперименты показывают, что разрушения некоторых других структур также приводят к существенным дефицитам ОР — прежде всего это структуры неостриатума (в особенности головка хвостатого ядра) (Divac, 1972; Суворов, 1980), а также, возможно (хотя пока и не доказано), гиппокамп (Виноградова, 1975; Дзидзишвили, 1979; Ониани, 1980). Казалось бы, причастность этой последней структуры к образной памяти вполне ясна как из клинических (больной Н. М.) и экспериментальных данных по пространственной памяти у крыс, так и из наличия именно в этой структуре «нейронов местонахождения». Тем не менее вопрос о роли гиппокампа в ОР не может считаться решенным.

Методом электростимуляции локальных мозговых структур также была показана важная роль префронтальной коры в выполнении ОР. На обезьянах электростимуляция области главной борозды приводила к резким дефицитам ОР (непрямой метод, фиксированная отсрочка в 8 с) лишь в том случае, если захватывала первую секунду интервала отсрочки: 4-секундная электростимуляция, начинавшаяся за 1 с до появления условного направляющего сигнала и захватывающая весь период его действия (3 с), не приводила к дефициту ОР, а электростимуляция, начинавшаяся вместе с действием этого условного сигнала и продолжавшаяся еще в течение 1 с после его прекращения, приводила к резкому дефициту ОР (Stamm, Rosen, 1973). С другой стороны, подобная электростимуляция той же области префронтальной коры обезьян не приводила к какому-либо нарушению дискриминации наличных направляющих условных сигналов (Stamm, Rosen, 1973). Более информативные данные для области главной борозды были получены Е. Ф. Мордвиновым (1982), который использовал не только фиксированный интервал отсрочки, но и рандомизированное предъявление ряда интервалов (3, 6 и 12 с); в этих условиях, более адекватно отражающих специфику ОР, чем методика американских авторов, было показано, что электростимуляция нарушает ОР при воздействии как на префронтальную кору, так и на гиппокамп, если производится в начальные 2 с периода отсрочки. Эти

данные, кроме всего прочего, интересны именно тем, что они вовлекают гиппокамп в число структур, участвующих в реализации ОР.

Данные по локальной электростимуляции мозговых структур, участвующих в осуществлении ОР, со своей стороны получают поддержку в экспериментах с регистрацией суммарной и клеточной

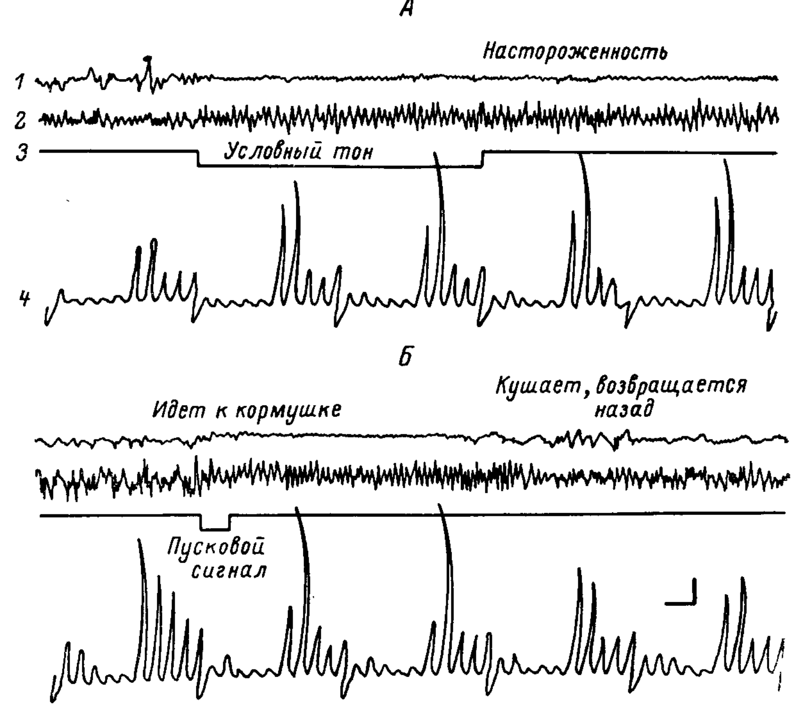


Рис. 119. Динамика электрической активности новой коры и гиппокампа в ходе измерения отсроченных условных реакций (по: Ониани, 1979).

Отведения: *1* — слуховая область новой коры, *2* — дорсальный гиппокамп, *3* — отметка подачи условного сигнала (*А*) и открывания двери (*Б*), *4* — интегрированные величины δ-, θ-, α-, β_1- и β_2-ритмов слуховой коры (*первые пять отклонений*) и дорсального гиппокампа (*следующие пять отклонений*). Эпоха интеграции — 5 с. *Калибровка*: 200 мкВ, 1 с.

активности тех же самых областей головного мозга при выполнении животными тестов ОР. Во-первых, Стаммом с сотрудниками было показано, что в ходе предъявления направляющих условных сигналов (непрямой вариант ОР) в области главной борозды развивается медленное поверхностно-негативное колебание потенциала, достигающее максимума на начальной части интервала отсрочки (т. е. когда оказывалась эффективной, в смысле подавления выполнения ОР, локальная электростимуляция этой области), причем амплитуда этой негативной волны хорошо коррелировала с успешным или ошибочным выполнением задачи ОР — она почти не выделялась от фона при ошибочном выполнении (Stamm, Ro-

sen, 1973). Эти данные вновь указывают на важную роль главной борозды низших обезьян в выполнении ОР и вновь акцентируют внимание на ее критическом участии на самых ранних этапах регистрации и/или ретенции следа.

Суммарная электрическая активность нео- и архипалеокортекса кошек в ходе выполнения ОР по непрямому методу была подвергнута детальному исследованию в работах Т. Н. Ониани (1979, 1980). Оказалось, что в ответ на действие направляющих условных сигналов (фаза восприятия) у животных развивается состояние настороженности с десинхронизацией электронеокортикограммы и гиперсинхронизацией в диапазоне тета-ритма электрогиппокампограммы, причем эта гиперсинхронизация развивается и в энторинальной коре (рис. 119). Эти сдвиги имеют место в начальных отрезках интервала отсрочки, а затем сходят на нет. Если животное отпускается из стартовой клетки в этот период, то оно, как правило, почти не ошибается. Однако животное не ошибается и при его отпускании через несколько более длительные интервалы отсрочки, когде нет ни признаков настороженности, ни тех характерных изменений электрической активности нео- и палеокортекса, которые сопутствовали ей. Оно начинает ошибаться лишь после того, как будет превышен так называемый максимум отсрочки, который, по данным автора, в его методических условиях в среднем был равен 3—8 мин. Из этих данных делается вполне логичное заключение о двухкомпонентности следа памяти, лежащего в основе непрямого варианта ОР (Ониани, 1979). По этим представлениям, первый компонент следа от направляющего условного сигнала находит свое отражение в десинхронизации электрической активности неокортекса и гиперсинхронизации (в диапазоне тета-ритма) электрической активности гиппокампа и энторинальной коры, тогда как второй компонент не отражается в динамике суммарной электрической активности зарегистрированных автором структур; по своей продолжительности второй компонент в несколько раз превышает продолжительность первого.

По-видимому, первый компонент следа отражает непосредственное сохранение образа направляющего условного сигнала (либо сигнализируемой кормушки?) и может быть отнесен к непосредственной памяти, тогда как второй компонент следа принципиально требует наличия механизма воспроизведения «затухшего» образа, т. е. может быть отнесен к репродуктивной памяти. В самом деле, по данным Т. Н. Ониани, если производится специальное угашение пищедобывательного поведения на изолированное действие только пускового сигнала (открывание дверцы стартовой клетки), максимальная длительность ОР резко сокращается; в этих условиях животные способны решать задачу лишь до тех пор, пока в интервале отсрочки сохраняется состояние настороженности с сопутствующими сдвигами электрической активности неокортекса и гиппокампа. По-видимому, в результате угашения пусковой условный сигнал перестал быть эффективным репродуцентом второго компонента следа. Оказалось, однако, что

в роли такого репродуцента можно использовать искусственную электростимуляцию некоторых структур мезодиэнцефалона — пороговое раздражение ретикулярной формации среднего мозга или латерального гипоталамуса даже в этих жестких условиях приводит к правильному решению задачи ОР (если, конечно, интервал отсрочки не выходит за пределы максимальных значений). При своем действии эти раздражители вызывают появление в неокортексе характерной десинхронизации, а в палеокортексе — гиперсинхронизации в диапазоне тета-ритма (Ониани, 1979, 1980). В целом автор приходит к выводу, что первый компонент следа обусловлен повышенной активностью (реверберацией возбуждения в нейронных сетях ретикулокортикальной и гипоталамокортикальной систем при ведущем значении последней, тогда как второй компонент обусловлен изменениями эффективности синапсов в этих сетях по типу постактивационной потенциации.

В последнее время накопилось достаточно большое количество данных относительно характера деятельности отдельных нейронов (или небольших их популяций) в различных структурах мозга во время выполнения животными тестов типа ОР. Бо́льшая часть этих работ посвящена изучению деятельности нейронов префронтальной коры и тех мозговых структур, которые участвуют совместно с нею в выполнении ОР. Поэтому большинство подобных исследований выполнено на обезьянах с хорошо дифференцированными полями префронтального неокортекса. В качестве теста ОР используется исключительно непрямой вариант ОР, при минимальных отсрочках и, как правило, с жесткой фиксацией головы во время поведенческого тестирования. Результаты теперь уже многочисленных работ подобного рода в принципе можно суммировать следующим образом (Fuster, 1980; Дашниани, 1984): для любого четко выделенного экспериментатором и воспринимаемого животным фрагмента поведения в ОР (фаза восприятия направляющего условного сигнала, фаза отсрочки, фаза действия пускового условного сигнала, фаза реагирования, фаза подкрепления—неподкрепления и даже фаза межпробного интервала!) можно найти клетку в пределах достаточно ограниченного участка префронтальной коры, активность которой в большей или меньшей степени коррелирует именно с данным фрагментом поведения животного. На основании такого рода фактов и строятся довольно многочисленные классификации нейронов префронтальной коры и связанных с ней структур по признаку их участия в различных фазах ОР (например, «нейроны внимания», «нейроны отсрочки», «нейроны подкрепления» и т. д.). Оспаривать правомерность таких систем очень трудно, ибо все они основаны на совершенно конкретном экспериментальном материале. Однако насколько устойчив этот материал и соответствующие ему классификации у одного и другого экспериментатора и насколько неустойчив он в руках одного экспериментатора при сравнении одной области мозга с другой (например, префронтальной и теменной)?

По-видимому, в отличие от ситуации с «детекторными ней-

ронами» (типа Хьюбела—Визеля, или типа «клеток местонахождения», или «клеток новизны») в данном случае пока что мы имеем дело лишь с экспериментально обнаруживаемыми нейронными коррелятами некоторых фрагментов поведенческого акта, реализуемого в ходе ОР, но не с каузальными нейронными механизмами. Возможно, это связано с самой постановкой плана таких работ — поиск специфических для ОР нейронов диктуется исходя из парадигмы, возникшей на основе изучения нарушений поведения после локальных поражений определенных структур мозга. Если же

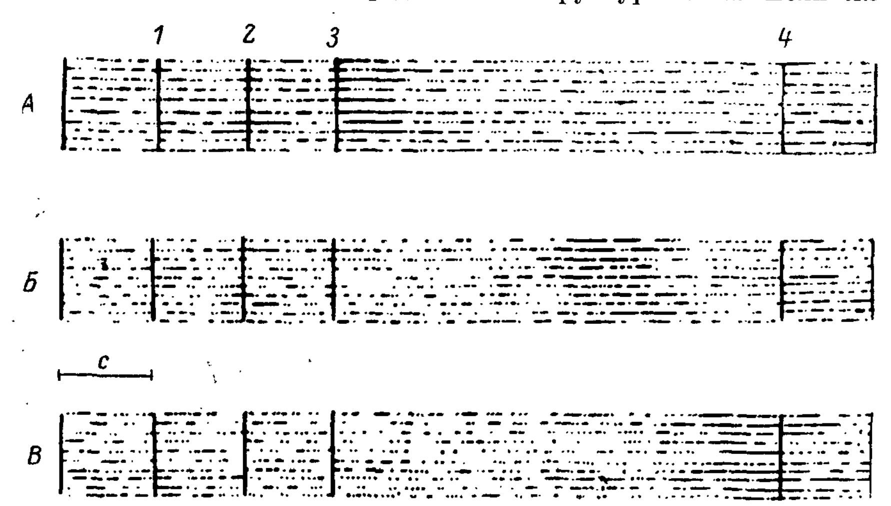


Рис. 120. Последовательная активация трех нейронов главной борозды лобной доли обезьян во время выполнения ими отсроченной реакции (по: Батуев, Пирогов, 1979).

А, *Б*, *В* — три разных нейрона главной борозды. *1* — предъявление предупреждающего сигнала; *2* и *3* — начало и окончание условного направляющего стимула; *4* — пусковой стимул (открытие экрана). Интервал отсрочки — 10 с. Начало и конец регистрации активности нейронов отмечены *вертикальными линиями*. *Калибровка времени* — 2 с. Количество горизонтальных пробегов соответствует количеству предъявленных программ, т. е. количеству проб на отсрочку.

исходить из другой парадигмы типа теории функциональной системы П. К. Анохина (1980), то вполне может оказаться, что правильную реакцию в задаче ОР каузально детерминируют нейроны, находящиеся в самых «непривычных» местах мозга, что и было показано экспериментально, правда, для другого типа поведенческих задач (Швырков, 1982).

Несмотря на сказанное, интересные данные о возможных нейрофизиологических механизмах ОР (непрямой вариант) были получены при одновременной длительной регистрации активности нескольких нейронов в средней части главной борозды обезьян в условиях отсутствия фиксации головы (Батуев, Пирогов, 1979). Оказалось, что если у какого-либо из регистрируемых нейронов частотный максимум импульсной активности приходится на начальный отрезок отсрочки, у второго — на средний, то у третьего —

на последний ее отрезок, непосредственно предшествующий действию пускового сигнала, «разрешающего» реагирование. Тем самым весь период интервала отсрочки (в опытах авторов — 10 с) оказывается как бы квантованным на 2—3-секундных периода, в каждом из которых участвует своя группа нейронов, эстафетно передающих активность на другую (Батуев, Пирогов, 1979) (рис. 120). Особым достоинством этой работы является то, что в отличие от аналогичных работ голова животного в период тестирования находилась в свободном состоянии, что в значительной степени снижало вероятность использования объезьянами так называемой стратегии псевдоотсроченной реакции для решения задачи, т. е. позы направленной устремленности на правильную кормушку на всем протяжении отсрочки. Авторы работы приводят и другой интересный факт: обычно в их модификации непрямого варианта теста ОР пробе предшествовало предъявление так называемого предупреждающего сигнала, который как бы мобилизовал внимание животного на предстоящей задаче — пробе собственно ОР. Опыты показали, что в этом периоде неспецифического ожидания нейрон главной борозды проявляет достаточно высокий уровень активности, значимо отличающийся от фона. Отвлечение животного в этом периоде приводило к нарушению выполнения ОР (Батуев, Пирогов, 1979). С другой стороны, авторы наблюдали закономерные изменения как в выполнении ОР, так и в импульсных реакциях нейронов главной борозды при варьировании мотивационного состояния животных. Наконец, нейроны главной борозды проявляли быстрое привыкание к индифферентным раздражителям и намного более медленное к раздражителям, несущим биологическую нагрузку. Эти данные подчеркивают на нейронном уровне, с одной стороны, весьма динамическое участие главной борозды обезьян в мнестических процессах, а с другой стороны, они указывают и на ее связь с неспецифическим компонентом системы регуляции памяти (внимание, мотивация).

В последнее время была сделана попытка связать данные о гиппокампальных «клетках местонахождения» с выполнением ОР (O'Keefe, 1983). В изолированной от внешнего мира камере располагался крестообразный лабиринт с четырьмя коридорами; по стенам камеры располагались четыре внешних ориентира (рис. 121). Животное обучалось побежке в один из коридоров, расположенных между определенными, фиксированными ориентирами (целевой коридор). На последовательных пробах ситуация поворачивалась таким образом, что пространственные отношения между внешними ориентирами сохранялись неизменными, равно как и отношения целевого коридора лабиринта к этим ориентирам. По существу животное обучалось позиционной дискриминации, причем подкрепляемая позиция всегда определялась по ее пространственным отношениям к внешним ориентирам. Тест на память заключался в следующем. Хорошо обученным крысам, находящимся в стартовом коридоре, показывали в течение 30 с ситуацию с ориентирами (фаза восприятия ОР), а затем все ориен-

тиры убирались (фаза отсрочки ОР). Животное выпускалось из стартового коридора по прохождении этого интервала отсрочки (рис. 121). В интервале отсрочки животные могли переноситься в некоторый другой коридор и выпускаться оттуда, т. е. с нового стартового места, либо переводиться в новый коридор с последующим возвращением в стартовый. Во время отсрочки могло отключаться общее освещение либо экранировались непрозрачными занавесками отдельные фрагменты лабиринта. Кроме того, в некоторых пробах животные носили на голове сильные магниты. В целом было показано, что нормальные крысы способны решать подобную ОР в течение периодов отсрочки до 30 минут! Правильные решения наблюдались как с обычного стартового места, так и после выпускания животного с нового места. Магниты не влияли на успешность решения даже в этих последних случаях. На успешные решения чаще всего негативно влияло полное отключение света в тестовой ситуации; частичное экранирование отдельных участков тестовой ситуации не приводило к ошибкам. Кроме этих проб, использовались так называемые контрольные: крысу помещали в лабиринт после предварительного исключения из тестовой ситуации всех ориентиров; ее отводили в целевой коридор, давали там поесть часть пищи, после чего отводили обратно в стартовый коридор и начинали отсрочку. Эти контрольные пробы представляют особый интерес, ибо они тестируют ОР в прямом варианте в полностью симметричной ситуации при отсутствии каких-либо внешних ориентиров, т. е. в этих пробах тестируется эгоцентрическая пространственная память (см.: Натишвили, 1978, 1986).

В этих условиях тестирования оказалось, что в поле дорсального гиппокампа крыс имеется небольшое число «клеток местонахождения», реагирующих при нахождении животного в некотором месте лабиринта не только при наличии внешних ориентиров, но и при их исключении на фазе отсрочки (рис. 121). Однако в контрольных пробах, когда тестовая ситуация не содержит внешних ориентиров ни на фазе восприятия места пищи, ни на фазе отсрочки и последующего выбора, «клетки местонахождения» гиппокампа проявляют свою активность лишь при заходе животного в конечные отсеки фактически всех четырех коридоров лабиринта, а не только того, в котором была получена пища на фазе восприятия ОР. Если рассматривать такие заходы животного в концы коридоров в качестве правильных реакций, тогда «клетки местонахождения» оказываются связанными с формированием у животного «представления» или образа о местонахождении приманки в целевом коридоре (рис. 121). С точки зрения О'Кифи, эти данные указывают на то, что животное картирует в своей памяти местонахождение приманки в лабиринте, однако из-за отсутствия внешних ориентиров на контрольных пробах не может «увязать» образ приманки с ее местонахождением в данном конкретном целевом коридоре; если же ситуация тестирования содержит внешние ориентиры, то под их воздействием образ путем своеобразного аналога мысленных вращений типа описанных Шепардом (She-

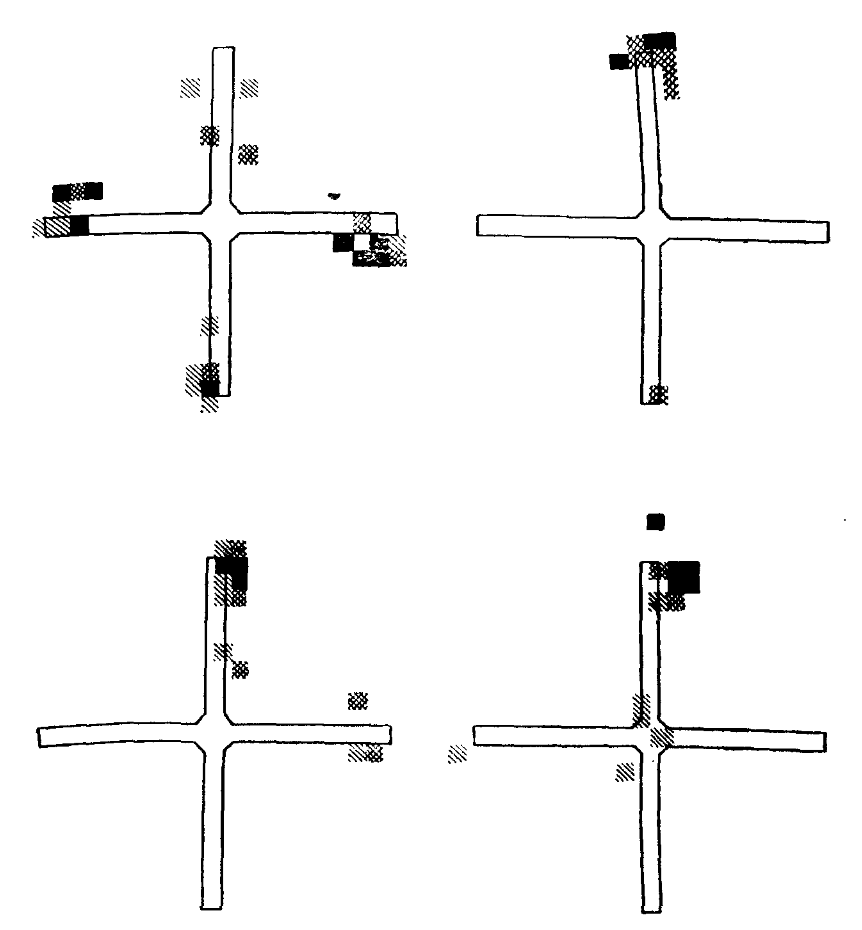


Рис. 121. Активность «клетки местонахождения» гиппокампа крысы при выполнении перцептивной и отсроченной задачи (по: O'Keefe, 1983).

В правой половине рисунка дана схема перцептивной задачи (*правый столбик*): крыса обучена находить пищу (☊) в одном из коридоров при наличии в ситуации 4 внешних ориентиров; в тестовых пробах она находит пищу при наличии в ситуации тех же ориентиров (*нижняя часть правого столбика рисунка*). *Левый столбик* показывает схему отсроченной реакции: крыса находит пищу в одном из коридоров при наличии ориентиров (*верхняя часть левого столбика*), но в периоде отсрочки все они удаляются (показано *стрелками*), так что крыса должна найти пищу в их отсутствии (*нижняя часть того же столбика*). *В левой половине рисунка* на схему лабиринта наложены рецептивные поля «клетки местонахождения» для перцептивной задачи (*правый верхний квадрант*), отсроченной реакции (*правый нижний квадрант*) и контрольного опыта, в котором крысу помещали в лабиринт после предварительного удаления всех ориентиров (*левый верхний квадрант*). *Черные участки* — места, в которых частота разрядов клетки превышала 1 спайк$^{-1}$; *участки с двойной штриховкой* — места, в которых частота разрядов находилась в пределах 0.5—1 спайк$^{-1}$; *участки с одинарной штриховкой* — места, в которых эта частота находилась в пределах 0.25—0.5 спайк$^{-1}$. *Левый нижний квадрант* получен в результате такой суперпозиции контрольных опытов, при которой в качестве «правильного» рассматривался любой коридор, выбранный животным в контрольных пробах.

pard, 1984) подвергается вращениям до тех пор, пока не попадет в регистр памяти, соответствующий реальному местонахождению

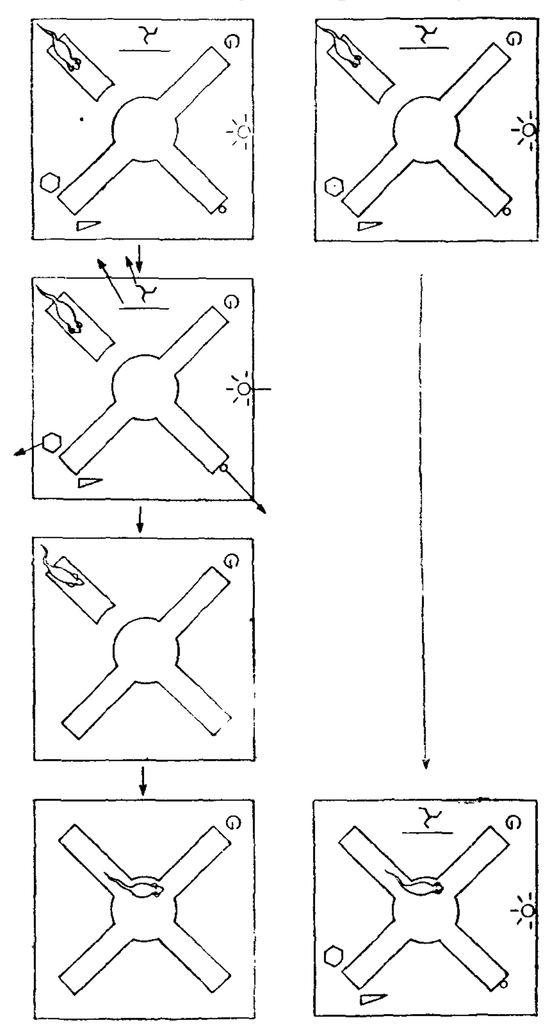


Рис. 121 (*продолжение*).

приманки в определенном месте ситуации (O'Keefe, 1983). В этом случае, с нашей точки зрения, внешние ориентиры играют роль адреса, по которому записывается образ в регистры памяти.

ЭВОЛЮЦИЯ ОБРАЗНОЙ ПАМЯТИ

Согласно Ходосу и Кемпбеллу (Hodos, Campbell, 1969), имеются два подхода к исследованию эволюции поведения. Первый подход заостряет внимание на филогенетическом проис-

хождении определенного поведения и в значительной мере ориентирован на выявление гомологичных форм поведения. Второй подход заостряет внимание на взаимодействии животных с теми экологическими нишами, к которым подогнано их поведение благодаря приобретению специальных адаптаций. Наконец, Ярцовер и Хазлетт (Yarczower, Hazlett, 1977) предлагают рассматривать третий подход — в нем внимание заостряется на процессах прогрессивного развития поведения, т. е. на процессах, имеющих характер арогенеза или, по другой терминологии, анагенеза. Этот последний подход особенно интересен, ибо в отличие от первых двух он в принципе позволяет строить линейную эволюционную шкалу, на которой можно откладывать так называемые уровни организации (грады) поведения, развивающегося по типу ароморфоза (Северцов, 1922). С другой стороны, первые два подхода не позволяют проводить подобного линейного упорядочения по той простой причине, что в результате эволюции возникало «филогенетическое дерево», а не «филогенетическая лестница» по типу Scala Naturae. Если развитие двух или более линий идет по типу конвергенции, то изучение присущих им свойств (в том числе поведения) может пролить существенный свет лишь на проблему приспособленности поведения, но не на его эволюционное возникновение, ибо при конвергентной эволюции сходство органов и/или поведенческих актов обусловлено сходными давлениями отбора при обитании этих линий в сходных экологических нишах, а отнюдь не наличием общего прекурсора (Campbell, Hodos, 1970; Hodos, 1974).

С другой стороны, наряду с конвергентной зволюцией известна и параллельная эволюция, когда некоторые сходные свойства (в том числе поведение) хотя и появляются в разных линиях независимо, но имеют некоторый прототип в общей предковой форме. Примером параллельной эволюции может служить развитие у птиц и млекопитающих двух зрительных проекционных систем (Warren, 1972; Hodos, 1974), ибо в явной форме эти две системы, вероятно, отсутствуют у общего рептиловидного предка.

При исследовании тех свойств, которые эволюционировали по принципу параллельного развития, мало что можно сказать относительно происхождения этих свойств. Однако, как аргументируют Ярцовер и Хазлетт, изучение именно параллельно развивающихся свойств позволяет делать определенные выводы относительно возможных арогенезов. Поэтому в отличие от изучения адаптивности поведения, которое может быть с успехом проведено на формах, развивающихся конвергентно, изучение арогенеза поведения, т. е. его прогрессивного развития по пути повышения организации, должно проводиться не на формах поведения, возникающих благодаря конвергенции, а на формах, развивающихся параллельно.

Согласно Реншу (Rensch, 1960), анагенез является так называемым прогрессивным зволюционным развитием, в ходе которого происходит как бы усовершенствование систем в следующих аспектах.

1. Повышается общая сложность системы. 2. Повышается

централизация морфофункциональной системы. 3. Повышается сложность и совершенство ЦНС. 4. Повышается пластичность структурно-функциональной организации. 5. Повышается независимость организма от среды с одновременным усилением его контроля над средой. 6. Совершенствуются механизмы, обеспечивающие сам прогресс развития.

Взгляд на эволюцию с точки зрения анагенеза позволяет выделить различные уровни анагенетического развития, от низших до высших, причем это упорядочение явным образом не основано на филогенетическом происхождении таксонов, что позволяет избежать хорошо известных трудностей, связанных с «филогенетическим деревом». Например, если выделить уровень Амнист, то в эту граду попадут рептилии, птицы и млекопитающие. Симпсон (Simpson, 1958) подчеркивает, что концепцию уровней, или град, целесообразно использовать лишь для тех организмов, которые связаны по крайней мере параллелизмом эволюционного развития; с другой стороны, организмы, развивавшиеся по типу конвергенции, не имеет смысла упорядочивать по уровням (градам). Дело в том, что установление разных уровней (град) для параллельно развивающихся свойств может указывать на их усовершенствование как таковых, тогда как для конвергентно появившихся свойств уровневая классификация будет отражать не столько усовершенствование единого механизма, сколько появление разных механизмов адаптации к сходным средовым условиям, т. е. она заведомо будет вводить в заблуждение.

При исследовании уровней (град) анагенеза важно определять ширину грады, т. е. важно указывать, идет ли речь о граде на уровне класса (например, града гомойотермности), отряда, семейства или рода (Yarczower, Hazlett, 1977). Чаще всего при исследованиях анагенеза целесообразно рассматривать грады на уровне отрядов. Например, если оказывается возможным проследить за прогрессивной эволюцией какого-либо органа или какой-либо формы поведения у кошек, древесных землероек и обезьян, то града должна охватывать всех насекомоядных, ибо общим предком этих форм, по современным воззрениям, должно было являться некоторое насекомоядное (Warren, 1972; Батуев, 1979).

Рассмотрим несколько конкретных примеров, в которых делается попытка построения подобных град для процессов высшей нервной деятельности. Биттерман (Bitterman, 1965) у обезьян, крыс, голубей, черепах, рыб, тараканов и земляных червей изучал следующие тесты: последовательные переделки пространственных дискриминаций, последовательные переделки зрительных непространственных дискриминаций, вероятностное обучение пространственным дискриминациям и вероятностное обучение зрительным непространственным дискриминациям (соотношение вероятностей подкрепления дискриминируемых стимулов в двух последних тестах: 70 % против 30). Он нашел, что обезьяны, крысы и голуби обучаются все более быстрому решению задач на последовательные переделки дискриминаций, независимо от того, имеют ли

они пространственный или непространственный характер. С другой стороны, рыбы к этому не способны, т. е. у них не проявляется так называемая установка на обучение. Это же относится к тараканам и земляным червям. Черепахи занимают некоторое промежуточное положение в том смысле, что они проявляют эффект установки обучения на переделке пространственной дискриминации, но не зрительной. С другой стороны, на тестах обучения с вероятностным подкреплением только обезьяны и крысы справлялись с решением как пространственных, так и непространственных задач, демонстрируя при этом эффект максимизации.

Голуби и черепахи способны реагировать подобным образом лишь на пространственных, но не зрительных задачах; в решении последних они не проявляют максимизации, но реагируют в соответствии с вероятностью подкрепления (т. е. в 70 % реагируют на стимул, подкрепляемый в 70 % проб, и в 30 % реагируют на стимул, подкрепляемый в 30 % проб).

Рыбы на этих задачах вовсе не проявляют стратегии максимизации, реагируя как на пространственных, так и на зрительных задачах лишь в соответствии с вероятностью подкрепления дискриминируемых стимулов. Тараканы реагируют таким же образом на задаче пространственного обучения с вероятностным подкреплением, тогда как земляные черви вообще не могут ее выучить в условиях вероятностного подкрепления, хотя пространственная дискриминация как таковая у них и вырабатывается.

В целом можно заключить, что если из рассмотрения исключить тараканов и червей, т. е. рассматривать лишь тип позвоночных животных, то млекопитающие (обезьяны, крысы) попадают в одну граду, птицы в другую, рептилии в третью, а рыбы в четвертую. Наиболее существенно при этом то, что подобное ранжирование град указывает на прогрессивное эволюционное улучшение рассмотренных механизмов обучения.

Очень важно найти подобные грады в эволюционном развитии так называемых целенаправленных форм поведения животных. Шнейрла (Schneirla, 1972) считает такими формами поведения те, в которых направление поведенческого акта детерминируется не только (и не столько) актуально действующим стимулом, но и своеобразным представлением целевого стимула, отсутствующего в момент регирования. Фактически такого же взгляда придерживался и Ниссен (Nissen, 1960).

На наш взгляд, предложенная в свое время И. С. Бериташвили концептуализация поведенческого акта, направляемого образом, как нельзя лучше подходит для подобных целей, т. е. для поиска град в сфере приспособительного поведения. Но когда, на каком уровне филогенеза возникает такое поведение?

На этот вопрос крайне трудно ответить, ибо недостает хорошо проконтролированных экспериментов по эволюции этих сложных форм поведения, особенно у низших позвоночных. С другой стороны, все еще крайне мало исследований поведения животных,

ориентированных на филогенетические и/или адаптивные аспект как таковые (Батуев, 1979; Карамян, Соллертинская, 1986).

Тем не менее некоторые авторы считают возможным говорить о некоторых формах поведения рептилий как о своеобразных предвестниках, или прекурсорах, тех форм целенаправленного поведения, о которых говорилось выше и которые в наиболее развитой, совершенной форме проявляются лишь у млекопитающих (Pert, Gonzalez, 1974). По-видимому, и в эволюции психонервного поведения, регулируемого образной памятью, можно выделить ряд таких уровней (град), причем высшая града представлена млекопитающими, низшая — рыбами, а промежуточная — рептилиями (Бериташвили, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Адрианов О. С., Молодкина Л. Н. Решение экстраполяционной задачи собаками до и после префронтальной лобэктомии. — Журн. высш. нерв. деят., 1972, т. 22, с. 726—734.

Адрианов О. С., Молодкина Л. Н., Мухин Е. И., Ямщикова Н. Г. Ассоциативные системы мозга и сложные формы поведения. — В кн.: VIII Гагрские беседы. Формы индивидуального поведения и их центральные механизмы. Тбилиси, 1986, с. 48—67.

Айвазашвили И. М. Значение префронтальной коры больших полушарий головного мозга в механизмах памяти. Тбилиси, 1974. 174 с.

Анохин П. К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980. 197 с.

Ашихмина О. В. Структура поведения крыс при поиске пищи в радиальном лабиринте: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1985. 15 с.

Бакурадзе А. Н., Гугушвили Л. Н., Нанейшвили Т. Л., Бериташвили И. С. Отсроченное поведение и рассудочная деятельность низших обезьян. Тбилиси, 1981. 98 с.

Батуев А. С. О закономерностях эволюции ассоциативных систем мозга млекопитающих. — Усп. физиол. наук, 1973, т. 4, с. 103—134.

Батуев А. С. Закономерности эволюции интегративной деятельности мозга млекопитающих. — В кн.: Эволюционная физиология. Ч. I. Л., 1979, с. 146—196 (Руководство по физиологии).

Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.

Батуев А. С., Пирогов А. А. Нейрональная активность префронтальной коры обезьян в ситуации отсроченного выбора. — В кн.: VII Гагрские беседы. Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси, 1979, с. 456—471.

Батуев А. С., Рябинская Е. А., Ашихмина О. В. Поведенческие тактики у крыс в радиальном лабиринте. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 34, с. 38—47.

Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974. 212 с.

Бериташвили И. С. Избранные труды. Нейрофизиология и нейропсихология. М., 1975. 667 с.

Беритов И. С. Наука о поведении как учение о рефлексах. — Усп. совр. биол., сер. Б., 1929, т. 3, с. 200—223.

Беритов И. С. Индивидуально-приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932. 470 с.

Беритов И. С. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщ. 1. Проблема и метод. — Физиол. журн. СССР, 1934а, т. 17, с. 176—183.

Беритов И. С. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщ. 2. Об условиях возникновения и изменения индивидуального поведения. — Физиол. журн. СССР, 1934б, т. 17, с. 184—195.

Беритов И. С. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщ. 5 О поведении собаки во время овладевания пищей. — Физиол. журн. СССР, 1934в, т. 17, с. 912—920.
Беритов И. С. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщ. 7. Динамика индивидуального поведения. — Физиол. журн. СССР, 1934г, т. 17, с. 1186—1197.
Беритов И. С. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщ. 8. Анализ психонервного содержания индивидуального поведения. — Физиол. журн. СССР, 1935а, т. 18, с. 994—1003.
Беритов И. С. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщ. 9. О целенаправленности движений в индивидуальном поведении. — Физиол. журн. СССР, 1935б, т. 19, с. 496—507.
Беритов И. С. Исследование индивидуального поведения собаки. Сообщ. 10. О психонервных закономерностях индивидуального поведения. — Физиол. журн. СССР, 1935в. т. 19, с. 43—52.
Беритов И. С. О физиологических механизмах поведения высших позвоночных животных. — Изв. АН СССР. Серия биол., 1957, т. 2, с. 137—153.
Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., 1961. 351 с.
Беритов И. С. Структура и функции коры большого мозга. М., 1969. 532 с.
Беритов И. С., Брегадзе А. Н. К физиологии поведения на сложный раздражитель. Сообщ. 3. Роль внешней обстановки и специальных условий опыта. — Мед.-биол. журн., 1929, т. 5, № 4, с. 83—101.
Беритов И. С., Дзидзишвили Н. Н. О взаимодействии между прирожденной, индивидуально-приобретенной и сознательной деятельностью человека. — Труды биол. сект. Груз. отд. Закфилиала АН СССР, 1934, т. I, № 2, с. 1—17.
Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 208 с.
Веккер Л. М. Психические процессы. Л., ЛГУ. 1974, т. 1. 334 с.
Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975. 333 с.
Воронин Л. Г., Сергеев Б. Ф. Эволюция высшей нервной деятельности. — В кн.: Эволюционная физиология. Ч. I. Л., 1979, с. 197—262 (Руководство по физиологии).
Глезер В. Д. Кусочный Фурье-анализ изображений и роль затылочной, височной и теменной коры в зрительном восприятии. — Физиол. журн. СССР, 1978, т. 64, с. 1719—1731.
Глезер В. Д., Иванов В. А., Щербач Т. А. Исследование рецептивных полей нейронов зрительной коры кошки как фильтров пространственных частот. — Физиол. журн. СССР, 1973, т. 59, с. 205—214.
Дашниани М. Г. Функциональная характеристика префронтальной коры низших обезьян: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тбилиси, 1984. 23 с.
Денисюк Ю. Н. Голография и ее перспективы. — В кн.: Проблемы оптической голографии. Л., 1981, с. 5—27.
Дзидзишвили Н. Н. О мозговых субстратах памяти. — В кн.: VII Гагрские беседы. Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси, 1979, с. 212—231.
Карамян А. И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л., 1976. 256 с.
Карамян А. И. Эволюция интегративной деятельности мозга домлекопитающих позвоночных. — В кн.: Эволюционная физиология. Ч. I. Л., 1979, с. 81—145 (Руководство по физиологии).
Карамян А. И., Соллертинская Т. Н. Морфофункциональные исследования диэнцефалокортикальной системы в регуляции высших нервных функций в филогенезе позвоночных. — В кн.: VIII Гагрские беседы. Формы индивидуально приобретенного поведения и их центральные механизмы. Тбилиси, 1986, с. 102—130.
Крушинская Н. Л. Некоторые сложные пищевые формы поведения кедровок после удаления у них старой коры. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1966, т. 2, с. 563—568.
Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности (эволюционный и физиолого-генетический аспекты). М., 1977. 271 с.

Крушинский Л. В., Флёсс Д. А., Молодкина Л. Н., Очинская Е. И., Попова Н. П. Экстраполяционный рефлекс и его роль в эволюции поведения животных. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1966, т. 16, с. 91—114.
Купалов П. С., Воеводина О. Н., Волкова В. Д., Малюкова И. В., Селиванова А. Т., Сыренский В. И., Хананашвили М. М., Шичко Г. А. Ситуационные условные рефлексы у собак в норме и патологии. Л., 1964. 275 с.
Мордвинов Е. Ф. Электрофизиологический анализ отсроченного поведения. Л., 1982. 184 с.
Нанейшвили Т. Л. Нейрофизиологические основы пространственной кратко-срочной памяти. Тбилиси, 1985. 141 с.
Натишвили Т. А. О роли височного «ассоциативного» неокортекса в явлениях образной памяти: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тбилиси, 1974. 46 с.
Натишвили Т. А. Инвертированная отсроченная реакция у кошек. — В кн.: Современные проблемы биологии: Матер. межуниверсит. конф. молодых ученых. Тбилиси, 1978, с. 19.
Натишвили Т. А. Некоторые результаты исследования памяти животных в нейропсихологическом аспекте. — В кн.: VII Гагрские беседы. Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси, 1979а, с. 378—397.
Натишвили Т. А. Об одной модификации отсроченной реакции. — Сообщ. АН СССР, 1979б, т. 93, с. 161—164.
Натишвили Т. А. О корковых механизмах пространственной памяти. — В кн.: VIII Гагрские беседы. Формы индивидуально приобретенного поведения и их центральные механизмы. Тбилиси, 1986, с. 146—158.
Натишвили Т. А., Сихарулидзе Н. И., Кадагишвили А. И. Эксперимент Толмэна и некоторые новые данные о пространственном обучении у крыс. — В кн.: Матер. V Респ. науч. конф. физиологов вузов Грузии. Тбилиси, 1981, с. 237—242.
Окуджава В. М., Натишвили Т. А. Научное наследие акад. И. С. Бериташвили: организация поведенческого акта. — Журн. высш. нерв. деят., 1986, т. 36, с. 138—149.
Ониани Т. Н. Нейрофизиологические процессы, лежащие в основе кратко-срочной памяти «в чистом виде». — В кн.: VII Гагрские беседы. Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси, 1979, с. 560—582.
Ониани Т. Н. Интегративная функция лимбической системы. Тбилиси, 1980. 302 с.
Павлов И. П. Ответ физиолога психологам. — Полн. собр. трудов. М., 1949а, т. 3, с. 428—455.
Павлов И. П. Условный рефлекс. — Полн. собр. трудов. М., 1949б, т. 3, с. 557—575.
Поспелов Д. А., Пушкин В. Н. Мышление и автоматы. М., 1972. 224 с.
Рябинская Е. А., Валуйская Т. С., Ашихмина О. В. Пространственно-моторная асимметрия в поведении крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 34, с. 1078—1085.
Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922. 54 с.
Соколов Е. Н. Механизмы памяти. М., 1969. 175 с.
Суворов Н. Ф. Стриарная система и поведение. Л., 1980. 280 с.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977. 301 с.
Фирсов Л. А. Память у антропоидов. Л., 1972. 228 с.
Фирсов Л. А., Воронова М. Л., Заркашев Ю. Г., Левкович Ю. И., Мордвинов Е. Ф., Никитин В. С., Чиженков А. М. Механизмы условнорефлекторного и отсроченного поведения у обезьян. Л., 1979. 218 с.
Хананашвили М. М., Орджоникидзе Ц. А. Влияние частичной внутривидовой деприваци животных на формирование у них долгосрочной и краткосрочной памяти. — В кн.: VII Гагрские беседы. Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси, 1979, с. 413—424.
Хананашвили М. М., Орджоникидзе Ц. А., Айвазашвили И. М. Функциональная и структурная организация памяти в норме и патологии. Тбилиси, 1980. 171 с.

Цетлин М. Л. Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М., 1969. 316 с.
Швырков В. Б. Цель как системообразующий фактор в поведении и обучении. — В кн.: Нейрофизиологические механизмы поведения. М., 1982, с. 164—186.
Шмальгаузен И. И. Основы эволюционного процесса в свете кибернетики. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1960, т. 4, с. 121—149.
Acredolo L. P. Development of spatial orientation in infancy. — Devel. Psychol., 1978, vol. 14, p. 224—234.
Acredolo L. P., Evans D. Developmental changes in the effects of landmarks on infant spatial behavior. — Dev. Psychol., 1980, vol. 16, p. 312—318.
Adams D. B. Inborn and acquired aspects of offence and motivational systems in muroid rodents: role of memory. — В кн.: VII Гагрские беседы. Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси, 1979, с. 149—158.
Anderson J. R. Arguments concerning representations for mental imagery. — Psychol. Rev., 1978, vol. 85, p. 249—277.
(*Arbib M.*) *Арбиб М.* Метафорический мозг. М., 1976. 296 с.
(*Ashby W. R.*) *Эшби У. Р.* Принципы самоорганизации. — В кн.: Принципы самоорганизации. М., 1966, с. 314—343.
Barnett S. A., Dickson R. G., Marples T. G., Radha E. Sequence of feeding, sampling and laboratory rats. — Behav. Proc., 1978, vol. 3, p. 29—43.
Basso A., Bisiach E., Luzzatti C. Loss of mental imagery: a case study. — Neuropsychologia, 1980, vol. 18, p. 435—442.
Beatty W. W., Shavalia D. A. Spatial memory inrats: time course of working memory and effect of anesthetics. — Behav. Neurol. Biol., 1980, vol. 28, p. 454—462.
Bisiach E., Luzzatti C. Unilateral neglect of representational space. — Cortex, 1978, vol. 14, p. 129—133.
Bitterman M. E. Phyletic differences in learning. — Amer. Psychol., 1965, vol. 20, p. 396—410.
Blakemore C. B., Iversen S. P., Zangwill O. L. Brain functions. — Ann. Rev. Psychol., 1972, vol. 23, p. 413—456.
Bower T. G. R., Paterson J. G. The separation of place, movement and object in the world of the infant. — J. Exp. Child Psychol., 1973, vol. 15, p. 161—168.
Bremner J. G. Egocentric versus allocentric spatial coding in nine-month-old infants: factors influencing the choice of code. — Dev. Psychol., 1978, vol. 14, p. 346—355.
Bremner J. G. Object localization in infancy. — In: Spatial abilities / Ed. M. Potegal. New York, 1982, p. 79—106.
Bureš J., Burešová O. Two models of short-term plasticity: motor learning and spatial working memory. — В кн.: VIII Гагрские беседы. Формы индивидуально приобретенного поведения и их центральные механизмы. Тбилиси. 1986, с. 70—95.
Butters N., Soeldner C., Fedio P. Comparison of parietal and frontal lobe spatial deficits in man: extrapersonal vs. personal (egocentric) space. — Percept. Mot. Skills, 1972, vol. 34, p. 27—34.
Buytendijk F. J. J. The mind of the dog. London, 1935. 215 p.
Campbell A. Deficits in visual learning produced by posterior temporal lesions in cats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1978, vol. 92, p. 45—57.
Campbell C. B. G., Hodos W. The concept of homology and the evolution of the nervous system. — Brain, Behav. and Evol., 1970, vol. 3, p. 353—367.
Collier T. J., Miller J. S., Travis J., Routtenberg A. Dentate gyrus granule cells and memory: electrical stimulation disrupts memory for places rewarded. — Behav. Neurol. Biol., 1982, vol. 34, p. 227—239.
Cooper L. A., Podgorny P. Mental transformations and visual comparison processes. — J. Exp. Psychol., 1976, vol. 2, p. 503—514.
Cooper L. A., Shepard R. N. Chronometric studies of the rotation of mental images. — In: Visual information processing / Ed. W. G. Chase. New York, 1973, p. 34—42.

(*Cooper L. A., Shepard R. N.*) *Купер Л., Шепард Р.* Мысленное вращение объекта. — В мире науки, 1985, т. 2, с. 58—65.
Corballis M. C. Mental rotation: anatomy of a paradigm. — In: Spatial abilities / Ed. M. Potegal. New York, 1982, p. 173—198.
Corballis M. C., Zbrodoff N. J., Roldan C. E. What's up in mental rotation. — Percept. Psychoph., 1976, vol. 19, p. 525—530.
Dean P., Key Ch. Spatial deficits on radial maze after large tectal lesions in rats: possible role of impaired scanning. — Behav. Neural. Biol., 1981, vol. 32, p. 170—190.
Dember W. N. Response by the rat to environmental change. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1956, vol. 49, p. 93—95.
De Renzi E. Hemispheric asymmetry as evidenced by spatial disorders. — In: Asymmetrical function of the human brain / Ed. M. Kinsbourne. New York, 1978, p. 56—88.
(*Dewsbury D. A.*) *Дьюсбери Д.* Поведение животных. М., 1981. 479 с.
Divac I. Neostriatum and functions of prefrontal cortex. — Acta neurobiol. exp., 1972, vol. 32, p. 461—477.
Finke R. A. Levels of equivalence in imagery and perception. — Psychol. Rev., 1980, vol. 87, p. 113—132.
Fletcher H. I. The delayed-response problem. — In: Behavior of nonhuman primates / Ed. A. M. Schrier, H. F. Harlow, F. Stollnitz. New York, 1965, vol. 1, p. 129—169.
Franco L., Sperry R. W. Hemisphere lateralization for cognitive processing of geometry. — Neuropsychologia, 1977, vol. 15, p. 107—114.
Fuster J. M. The prefrontal cortex: anatomy, physiology and neuropsychology of the frontal lobe. New York, 1980. 222 p.
Gaffan D. Recognition impaired and association intact in the memory of monkeys after transection of the fornix. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1974, vol. 86, p. 100—117.
Gazzaniga M. S. The bisected brain. New York, 1970. 320 p.
Goodale M. A., Dale R. H. I. Radial maze performance in the rat following lesions of posterior neocortex. — Behav. Brain Res., 1981, vol. 3, p. 273—288.
(*Grant V.*) *Грант В.* Эволюция организмов. М., 1980. 407 с.
Gross C. G., Rocha-Miranda C. E., Bender D. B. Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. — J. Neurophysiol., 1972, vol. 35, p. 96—111.
Hebb D. O. The organization of behavior. New York, 1949. 335 p.
Hill A. J. First occurence of hippocampal spatial firing in a new environment. — Exp. Neurol., 1978, vol. 62, p. 282—297.
(*Hinde R. A.*) *Хайнд Р.* Поведение животных. М., 1975. 855 с.
Hodos W. The comparative study of brain-behavior relationships. — In: Birds: brain and behavior / Ed. I. J. Goodmen, M. W. Schein. New York, 1974, p. 28—44.
Hodos W., Campbell C. B. G. Scala naturae: why there is no theory in comparative psychelogy? — Psychol. Rev., 1969, vol. 76, p. 337—350.
Hunter W. S. The delayed reaction in animals and children. — Behav. Monogr., 1913, vol. 2, p. 1—86.
Hyvärinen J., Poranen A. Function of the parietal associative area 7 as revealed from cellular discharges in alert monkeys. — Brain, 1974, vol. 67, p. 673—692.
Kamil A. C. Systematic foraging by a nectar-feeding bird (*Loxops virens*). — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1978, vol. 92, p. 388—396.
(*Klatzky R. L.*) *Клацки Р.* Память человека. М., 1978. 319 с.
(*Köhler W.*) *Кёлер В.* Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М., 1930. 207 с.
(*Kohonen T.*) *Кохонен Т.* Ассоциативная память. М., 1980. 239 с.
Kolb B., Nonneman A. J., Singh R. K. Double dissociation of spatial and perseverative impairments following prefrontal lesions in rats. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1974, vol. 87, p. 772—780.

Kolb B., Pittman K., Sutherland R. J., Whishaw I. Q. Dissociation of the contributions of the prefrontal cortex and dorsomedial thalamic nucleus to spatially guided behavior in the rat. — Behav. Brain Res., 1984, vol. 6, p. 365—378.
(*Konorski J.*) *Конорский Ю.* Интегративная деятельность мозга. М., 1970. 410 с.
Krechevsky I. Hypotheses in rats. — Psychol. Rev., 1932, vol. 39, p. 516—533.
(*Lenat D. B.*) *Ленат Д. Б.* Программное обеспечение систем искусственного интеллекта. — В мире науки, 1984, т. 11, с. 112—122.
(*Manning A.*) *Меннинг О.* Поведение животных. М., 1982. 360 с.
Markowitsch H. J., Pritzel M. Comparative analysis of prefrontal learning functions in rats, cats and monkeys. — Psychol. Bull., 1977, vol. 84, p. 817—837.
(*Mayr E.*) *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
Menzel E. Chimpanzee spatial memory organization. — Science, 1973, vol. 182, p. 943—945.
(*Miller G. A., Galanter E., Pribram K. H.*) *Миллер Дж., Галантер Е., Прибрам К.* Планы и структура поведения. М., 1965. 237 с.
Miller V. M., Best P. J. Spatial correlates of hippocampal unit activity are altered by lesions of the fornix and entorhinal cortex. — Brain Res., 1980, vol. 194, p. 311—323.
Milner B. Psychological defects produced by temporal-lobe excision. — Res. Publi. Ass. Res. nerv. ment. Dis., 1958, vol. 36, p. 244—257.
Milnзr B., Corkin S., Teuber H.-L. Further analysis of the hippocampal amnesic syndrome: 14-year follow-up study of H. M. — Neuropsychologia, 1968, vol. 6, p. 215—234.
(*Minsky M.*) *Мински М.* Структура для представления знания. — В кн.: Психология машинного зрения. М., 1978, с. 249—339.
Mishkin M. Memory in monkeys severely impaired by combined but not by separate removal of amygdala and hippocampus. — Nature, 1978, vol. 273, p. 297—298.
Morris R. G. M. Spatial localization does not require the presence of local cues. — Learn. and Motiv., 1981, vol. 12, p. 239—260.
Moss M., Mahut H., Zola-Morgan S. Concurrent discrimination learning of monkeys after hippocampal, entorhinal or fornix lesions. — J. Neurosci, 1981, vol. 1, p. 227—240.
Mountcastle V. B., Lynch J. C., Georgopoulos A. Posterior parital association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space. — J. Neurophysiol., 1975, vol. 38, p. 871—908.
Nadel L., O'Keefe J. The hippocampus in pieces and patches: an essay on modes of explanation in physiological psychology. — In: Essays on the nervous system / Ed. R. Bellairs, E. G. Gray. Oxford, 1974, p. 367—390.
(*Neumann J.*) *Нейман Дж.* Общая и логическая теория автоматов. — В кн.: Тьюринг А. Может ли машина мыслить. М., 1960, с. 59—101.
(*Nissen H. W.*) *Ниссен Г.* Филогенетическое сравнение. — В кн.: Экспериментальная психология. М., 1960, т. II, с. 458—510.
O'Keefe J. Place units in the hippocampus of the freely moving rat. — Exp. Neurol., 1976, vol. 51, p. 78—109.
O'Keefe J. Spatial memory within and without the hippocampal system. — In: Neurobiology of the hippocampus / Ed. W. Seifert. New York, 1983, p. 375—403.
O'Keefe J., Conway D. H. Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire. — Exp. Brain Res., 1978, vol. 31, p. 573—590.
O'Keefe J., Nadel L. The hippocampus as a cognitive map. London, 1978. 230 p.
Olton D. S. Spatial memory. — Sci. Amer., 1977, vol. 236, p. 82—98.
Olton D. S. Mazes, maps and memory. — Amer. Psychol., 1979, vol. 34, p. 588—596.
Olton D. S. Spatially organized behaviors of animals: behavioral and meorolo-

gical studies. — In: Spatial abilities / Ed. M. Potegal. New York, 1982, p. 335—360.
Olton D. S., Becker J. T., Handelmann P. I. Hippocampus, space and memory. — Behav. Brain Sci., 1979, vol. 2, p. 313—322.
Olton D. S., Branch M., Best P. J. Spatial correlates of hippocampal unit activity. — Exp. Neurol., 1978, vol. 58, p. 387—409.
Olton D. S., Samuelson R. J. Remembrance of places passed: spatial memory in rats. — J. Exp. Psychol., 1976, vol. 2, p. 97—116.
Olton D. S., Wolf W. A. Hippocampal seizures produce retrograde amnesia without a temporal gradient when they reset working memory. — Behav. Neural. Biol., 1981, vol. 33, p. 437—452.
Paivio A. Imagery and verbal processes. New York, 1971. 596 p.
Pert A., Gonzalez R. C. Behavior of the turtle (*Chrysemys picta picta*) in simultaneous, successive and behavioral contrast situations. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1974, vol. 87, p. 526—538.
Piaget J., Inhelder B. Mental imagery in the child. New York, 1971. 340 p.
Pick H. L., Rieser J. J. Children's cognitive mapping. — In: Spatial abilities / Ed. M. Potegal. New York, 1982, p. 107—128.
Potegal M. Vestibular and neostriatal contributions to spatial orientation. — In: Spatial abilities / Ed. M. Potegal. New York, 1982, p. 361—387.
(*Pribram K. H.*) *Прибрам К.* Языки мозга. М., 1975. 444 с.
Pylyshyn Z. W. Validating computational models: a critique of Anderson's indeterminicy of representation claim. — Psychol. Rev., 1979, vol. 86, p. 383—394.
Ratcliff G. Spatial thought, mental rotation and the right cerebral hemisphere. — Neuropsychologia, 1979, vol. 17, p. 49—54.
Ratcliff G. Disturbance of spatial orientation associated with cerebral lesions. — In: Spatial abilities / Ed. M. Potegal. New York, 1982, p. 310—331.
Rensch B. Evolution above the species level. New York, 1960. 252 p.
Rieser J. J. Reference systems and the spatial orientation of six-month old infants. — Child dev., 1979, vol. 50, p. 1078—1087.
Rosenkilde C. E. Functional heterogeneity of the prefrontal cortex in the monkey: a review. — Behav. Neural. Biol., 1979, vol. 25, p. 301—345.
Rosenkilde C. E. Functions of the prefrontal cortex. — Acta physiol. scand., 1983, vol. 514, p. 1—47.
Rosvold H. E. The frontal lobe system: cortical-subcortical interrelationships. — Acta neurobiol. exp., 1972, vol. 32, p. 439—461.
(*Schaefer D. H., Strong J. P.*) *Шефер Д. Х., Стронг Дж. П.* Пиктографические ЦВМ. — Тр. ин-та инж. электр. и радиоэлектр., 1977, т. 65, с. 157—168.
Schneirla T. C. Levels in the psychological capacities of animals. — In: Selected writing of T. C. Schneirla / Ed. L. R. Aronson et al. San Francisco, 1972, p. 182—216.
Shepard R. N. Ecological constraints on internal representation: resonant kinematics of perceiving, imagining, thinking and dreaming. — Psychol. Rev., 1984, vol. 91, p. 417—447.
Shepard R. N., Chipman S. Second-order isomorphism of internal representations: shapes of states. — Cogn. Psychol., 1970, vol. 1, p. 1—17.
Shepard R. N., Judd S. Perceptual illusion of rotation of 3-dimensional objects. — Science, 1976, vol. 191, p. 952—954.
Shepard R. N., Metzler J. Mental rotation of three-dimensional objects. — Science, 1971, vol. 171, p. 701—703.
Simpson G. G. The study of evolution: methods and present status of theory. — In: Behavior and evolution / Ed. A. Roe, G. G. Simpson. New Haven, 1958, p. 7—26.
Squire L. R. The neuropsychology of human memory. — Ann. Rev. Neurosci., 1982, vol. 5, p. 247—273.
Squire L. R. The hippocampus and the neuropsychology of memory. — In: Neurobiology of the hippocampus / Ed. W. Seifert. New York, 1983, p. 491—511.

Stamm J. S., Rosen S. C. The locus and crucial time of implication of prefrontal cortex in the delayed response task. — In: Psychophysiology of the frontal lobes / Ed. A. R. Luria, K. H. Pribram. New York, 1973, p. 139—153.

(*Szentagothai J., Arbib M. A.*) *Сентаготаи Дж., Арбиб М.* Концептуальные модели нервной системы. М., 1976. 198 с.

Teuber H.-L. Unity and diversity of frontal lobe functions. — Acta neurobiol. exp., 1972, vol. 32, p. 615—656.

Tolman E. C. Cognitive maps in rats and men. — Psychol. Rev., 1948, vol. 55, p. 189—208.

Tolman E. C., Ritchie B. F., Kalish D. Studies in spatial learning. I. Orientation and the short out. — J. Exp. Psychol., 1946a, vol. 36, p. 13—24.

Tolman E. C., Ritchie B. F., Kalish D. Studies in spatial learning. IV. Place learning versus response learning. — J. Exp. Psychol., 1946b, vol. 36, p. 221—229.

(*Waddington C. H.*) *Уоддингтон К. Х.* Основные биологические концепции. — В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970a, с. 11—38.

(*Waddington C. H.*) *Уоддингтон К. Х.* Зависит ли эволюция от случайного поиска? — В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970b, с. 108—116.

Warren J. M. Evolution, behavier and the prefrontal certex. — Acta neurobiol. exp., 1972, vol. 32, p. 581—593.

(*Winograd T.*) *Виноград Т.* Программное обеспечение систем, работающих с естественными языками. — В мире науки, 1984, № 11, с. 46—60.

Yarczower M., Hazlett L. Evolutionary scales and anagenesis. — Psychol. Bull., 1977, vol. 84, p. 1088—1098.

Zangwill O. L. Thought and the brain. — Brit. J. Psychol., 1976, vol. 67, p. 301—314.

Zola-Morgan S., Squire L. R., Mishkin M. The neuroanatomy of amnesia: amygdala—hippocampus vs. temporal stem. — Science, 1982, vol. 218, p. 1337—1339.

Глава 16

ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ТАКТИКИ В ДИНАМИКЕ ОБУЧЕНИЯ

На основе принципов рефлекторной теории, разработанных И. М. Сеченовым, И. П. Павловым, А. А. Ухтомским и др., на протяжении многих лет у животных изучаются процессы ориентации в пространстве, поисковое поведение и связанные с этими реакциями механизмы памяти. В последнее время появилась тенденция исследовать поведение животных в условиях, как можно больше приближающихся к естественным. Имеет место связь между типом используемой аппаратуры и характером наблюдаемого поведения и, как следствие этого, — теми теоретическими представлениями, которые развиваются на основании исследований. Так, исходя из экспериментальных данных, полученных в лабиринтах, было сформулировано весьма авторитетное на протяжении многих лет положение о том, что у обученных крыс поведение в лабиринте определяется исключительно двигательным стереотипом. Однако в дальнейшем выяснилось, что использовавшиеся ранее лабиринты часто не только не моделировали естественную среду обитания, но и создавали условия, препятствующие реализации свойственных животным стратегий поведения. Это стимулировало разработку новых схем лабиринтов, в которых без вмешательства экспериментатора животные при поиске пищи осуществляют множество свободных выборов пространственных локаций.

Подходы к анализу поведения могут быть различными. Один из подходов заключается в выявлении основных закономерностей поведения в различных конкретных ситуациях, в определении общих и частных поведенческих адаптаций, в изучении роли предшествующего опыта, что позволяет предсказывать характер развития поведения во времени, т. е. прогнозировать поведение. Другой подход состоит в установлении связей между закономерностями поведения и функциональной организацией мозговых структур, т. е. выяснении механизмов, обеспечивающих протекание определенных адаптивных процессов. Бесспорно, это является конечной целью физиологии поведения. Однако лишь сведения, полученные в результате анализа закономерностей поведения, могут приблизить исследователей к решению основных задач его мозгового обеспечения.

Исследования закономерностей поведения осуществляются сотрудниками различных научных школ с разным подходом к рассматриваемым проблемам. Наиболее часто применяемым методом является метод лабиринта. Этот метод используется отечественными физиологами, но особенно широко он применяется зарубежными этологами и зоопсихологами. Опыты в основном проводятся на крысах. Еще Дембовский (Dembowski, 1959) отмечал, что из работ, посвященных изучению поведения крыс, можно составить большую библиотеку. При анализе литературных данных, относящихся к исследованию закономерностей пространственного обучения и адаптации крыс к меняющимся условиям, нелегко найти основную нить в массе часто противоречащих друг другу фактов, выводов и мнений. В данной главе лишь частично представлены те направления и факты, которые наиболее интенсивно разрабатываются в последние годы.

Эксперименты проводятся в лабиринтах двух типов. В одних лабиринтах, которые называются закрытыми, или коридорными, разделение их частей осуществляется с помощью стенок из непрозрачного материала. Другой тип лабиринтов — так называемые поднятые, или эстакадные, лабиринты: их части разделяются путем поднятия над полом на определенную высоту, что заставляет животное оставаться в лабиринте. В настоящее время широко применяются различные модификации радиального лабиринта (РЛ) обоих типов (Olton, Samuelson, 1976; Magni et al., 1979; Рябинская и др., 1981). Кроме того, используются водные лабиринты, в которых животные ищут платформу (Morris, 1984; Panakhova et al., 1984; Sutherland, Dyck, 1984; Bolhuis et al., 1985).

Двенадцатилучевой радиально-симметричный лабиринт (Рябинская и др., 1981) состоит из круглой огороженной платформы (⌀ = 45 см) с отверстием в центре (⌀ = 8.5 см) (рис. 122). В стенке на одинаковом расстоянии друг от друга имеется 12 входов в регулярно расположенные коридоры (39×8×8 см). Коридоры оборудованы входными и выходными дверцами (6.5×6 см), открывающимися только по направлению от центра к периферии, что обеспечивает центробежное движение крыс. Лабиринт поднят над полом на 5 см, окружен непрозрачным ограждением (высота 38 см). Перед началом опыта в конец каждого коридора помещается пища. Животные двигаются по следующей траектории: с пола через центральное отверстие на платформу, затем в один из коридоров, отсюда на пол, и цикл вновь повторяется. Таким образом, каждый выбор начинается с одного и того же места — центра платформы. В течение опыта крысам позволяется сделать 12 выборов коридоров. При повторном посещении коридора животное не получает пищи: такой выбор обозначается ошибочным. Максимальный эффект, т. е. получение наибольшего количества пищи, достигается при одноразовом посещении крысой всех 12 коридоров.

При исследовании поведения животных в различных условиях экспериментов главным образом определяется только число правильных или ошибочных реакций в опыте или время выполнения

задачи. Тем не менее осуществляется и более детальный анализ реакций животных. Еще в начале века в работе Торндайка (Thorndike, 1911) было показано, что в экспериментах с проблемными клетками обучение у животных происходит по типу «проб и ошибок». Отвергая этот подход, Кречевский (Krechevsky, 1932) на основании опытов, проведенных в лабиринте, указывал, что животное не поступает наугад, а «придумывает» и проверяет серии «гипотез» для решения задачи. В свою очередь взгляды Кречевского подверглись резкой критике, прежде всего за антропоморфизм. Следует

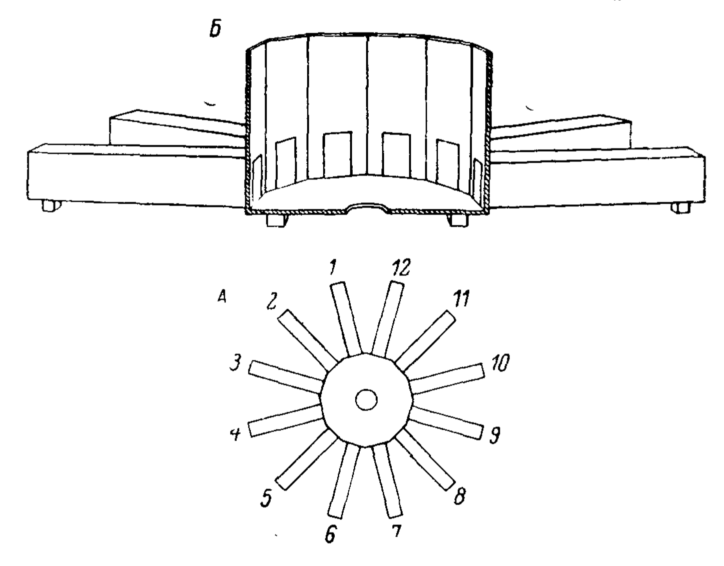


Рис. 122. Схема двенадцатилучевого радиально-симметричного лабиринта.
А — вид сверху; *Б* — вертикальный разрез. *Цифры* — номера коридоров. Описание в тексте.

отметить, что положение о «пробах и ошибках» было выдвинуто на том этапе, когда экспериментальное исследование обучения только еще зарождалось (этот вопрос является предметом изучения и в настоящее время). Отсюда, вероятно, и вытекает понимание реакций по типу «проб и ошибок» подчас как очень примитивных, как случайный перебор животным всех возможных реакций. Несмотря на огромное число работ, выполненных с тех пор, и в наше время принято считать, что целевой объект в новых условиях животное в первый день обнаруживает случайно, в результате ориентировочно-исследовательских действий (Фабри, 1976). Это не опровергает мнение о возможности объединения под рубрикой обучения методом «проб и ошибок» сложных поведенческих реакций (Hinde, 1975). Однако поскольку оба положения («пробы и ошибки» и «гипотезы») не были достаточно разработаны, обобщение процесса обучения с использованием только этих терминов может привести к неоправданным упрощениям.

В настоящее время зарубежные авторы, описывая определенные закономерности в поведении животных, называют их стратегиями поведения (Schoener, 1971; Sara, David-Remacle, 1981; Flood et al., 1983; Ellis et al., 1984) или гипотезами (O'Keefe, 1983). Примерами являются так называемые стратегия возвращения (win-stay) и стратегия перемещения (win-shift) (Levine, 1959; Olton, 1979). При последующем поиске пищи животное может вернуться, т. е. разыскивать пищу на прежнем месте, или переместиться и искать где-либо в другом месте. Примеры стратегии перемещения (гавайский вьюрок и др.) приведены в главе 15 (с. 573). Стратегия возвращения описывает поисковое поведение английского дрозда (Smith, 1974). Дрозд, охотящийся за червями и личинками на лугу, после обнаружения добычи строго придерживается одного и того же места. Обе стратегии приурочены к запасу пищи в естественной среде обитания. Отсюда следует, что это видовой признак. Согласно экспериментам ряда авторов (Calhoun, 1963; Olton, 1979; Olton et al., 1979; Stanton et al., 1984), крысам свойственна стратегия перемещения. По их данным, во-первых, когда в лабиринте имеются равноценные альтернативы, крысы предпочитают стратегию перемещения; во-вторых, крысы обучаются стратегии перемещения быстрее, чем стратегии возвращения.

В настоящее время обсуждаются три стратегии (гипотезы), которые являются основой пространственной ориентации животных, например при поиске пищи в лабиринте или платформы в водном бассейне: 1) использование «карты местности» («когнитивные, или познавательные, карты»), т. е. запоминание объектов независимо от собственного местоположения; 2) поиск относительно некоторых определенных внешних ориентиров; 3) поиск на основе последовательности собственных реакций (O'Keefe, 1983; Sutherland, Dyck, 1984).

Большинство работ в этом плане посвящено исследованию первой стратегии (Suzuki et al., 1980; Morris, 1982; Mazmanian, Roberts, 1983; Ellen et al., 1984), т. е. поведения в лабиринте, основанного на общей ориентации, на формировании «мысленной схемы» лабиринта, «когнитивной карты» (не топографической, а топологической), на знании «что куда ведет» или вероятности следования друг за другом раздражителей. Это положение интенсивно развивается О'Кифи и Нэделом (O'Keefe, Nadel, 1979). По их классификации, первая стратегия — это локальная гипотеза, или стратегия места, а две другие — таксонные (направляющие) гипотезы. Несмотря на поток работ, выполняемых в этом плане, «когнитивные карты» подвергаются резкой критике как слабо аргументированное понятие, которым пользуются для объяснения поведения в различных ситуациях, что приносит ущерб исследованию и прогнозированию поведения (Turvey, Carello, 1981; Branch, 1983; Thinus-Blanc, 1984).

Если первая гипотеза подчеркивает непрерывность пространства, то вторая основана на его дискретности (Mazmanian, Ro-

berts, 1983). Смысл второй стратегии, или гипотезы, заключается в том, что животные запоминают некоторые ориентиры или элементы лабиринта, т. е. частные признаки, и в соответствии с этим осуществляют поиск целевых объектов (Olton, 1979; Olton et al., 1979; Roberts, Smyth, 1979; Maki et al., 1984a; Pico et al., 1985). Согласно этой гипотезе (которая тоже относится к стратегии места), место воспринимается как отдельный предмет, и в памяти хранится «список мест» (например, посещенных коридоров лабиринта) без связи друг с другом и со всей обстановкой. По классификации О'Кифи и Нэдела, этот вид таксонной гипотезы называется руководящей гипотезой, или стратегией.

В связи с указанными выше двумя стратегиями представляет интерес уникальная по своей методической сложности и доскональности работа, проведенная Сузуки с соавторами (Suzuki et al., 1980). Эксперименты проводились в РЛ, находящемся в специальной цилиндрической комнате, где регулировалось предъявление различных ориентиров. Несмотря на то что авторы являются сторонниками «когнитивного картирования», они отмечают возможность использования крысами второй стратегии.

Первые две стратегии являются аллоцентрическими, или объективными (стратегии места), т. е. основанными на ориентирах, не связанных с животным. Третья стратегия — эгоцентрическая, или субъективная (стратегия ответа), т. е. основанная на отношении между элементами пространства и положением тела животного. По классификации О'Кифи и Нэдела, этот вид таксонной стратегии называется ориентировочной стратегией, или гипотезой.

Различие подходов к исследованию поведения привело к возникновению спора, названного «место против ответа» (см.: Restle, 1957). В итоге в последние годы третья стратегия почти не исследуется, так как было выявлено, что в сложных лабиринтах у животных нет «абсолютно автоматического характера движений хорошо смазанной машины», основанного исключительно на кинестетической сигнализации (см.: Olton, 1979). Таким образом, опровергнув представление о жестких стереотипных автоматических реакциях животных, сформированное на базе ранних экспериментов в относительно простых лабиринтах, зарубежные исследователи перестали уделять внимание изучению последовательности движений, тем более что в условиях сложных лабиринтов для этого требуется разработка специальных приемов анализа реакций. Только в единичных работах зарубежных авторов указывается на необходимость учитывать формы движений (Adams, 1984), регистрировать широкий набор поведенческих актов (Ray, Brown, 1975). В основном преобладает ортодоксальное мнение об определяющей роли аллоцентрической стратегии (например: Gaffan, Gowling, 1984).

Поиск основной стратегии, используемой животным, напоминает имевшую место в прежние годы тенденцию объяснять ориентацию в лабиринтах на базе одной сенсорной сигнализации (например, кинестетической). В настоящее время известно, что зрение, слух

и т. д. также нужны для выполнения задач. В условиях интенсивного развития теории интеграции сенсорных систем (см.: Батуев, 1981, 1985) новый смысл приобретают исследования 70—80-х годов роли ориентиров какой-то определенной модальности в поведении (Masterton, 1978; Zoladek, Roberts, 1978; Wallace et al., 1980; Walk, Walters, 1981; Simms, 1983; Рябинская, 1984). В отношении же природы и механизмов поведения в настоящее время нет обобщающей теории. Объяснить же все многообразие и пластичность поведения с помощью одной или двух стратегий невозможно. Нет достаточной аргументации для проведения четких границ между стратегиями. Надо учитывать их взаимосвязь. Так, очевидна условность деления на алло- и эгоцентрическую стратегию. Без движения, без обратных связей нет ориентировочно-исследовательской реакции в пространстве — значит нет ориентиров. Возможно, в ряде ситуаций обученное животное может решать задачу, не используя третью стратегию, но в большинстве случаев это маловероятно в отношении стадии обучения.

Безусловно, необходима формализация поведения при его исследовании, моделирование элементов, алгоритмов поведения; недостатками приведенных выше работ является, в частности, как попытка объяснить поведение с помощью одной стратегии, так и почти полное отсутствие анализа начальных этапов обучения животных. В результате последнего складывается представление, что все задачи решаются эвристически, или по типу инсайта. Нет данных относительно тех реакций или процессов, которые предшествуют эвристическому решению, но и нет доказательства того, что крысам свойственно без предшествующего опыта или без каких-то предварительных операций сразу выполнять целенаправленное действие в сложном лабиринте. Меннинг (Manning, 1982) отмечает, что применение к животным термина «инсайт» соответствует объяснению, что животное «решает в уме», т. е. «рассуждает», следствием чего является быстрое формирование адекватной реакции.

В новой ситуации у животных имеет место ориентировочно-исследовательская реакция (ОИР). При исследовании ОИР крыс в «открытом поле» было показано, что их двигательная активность не полностью хаотична, а характеризуется некоторой структурированностью (Лазаренко и др., 1982). В этом случае авторы изучали последовательность действий, т. е. сменяющие друг друга различные поведенческие акты и позы.

В двенадцатилучевом радиально-симметричном лабиринте закрытого типа (рис. 122) проводилось исследование реакций животных в процессе обучения путем формализации поведенческих актов, ряд которых протекает одновременно (Рябинская и др., 1981, 1984; Рябинская, 1982, 1984; Батуев и др., 1983, 1984; Рябинская, Валуйская, 1983). Так, например, крысы посещают коридор, более удаленный от коридора, в котором они перед этим были (чаще под углом 150°). При этом у них наблюдается пространственно-моторная асимметрия (ПМА): они чаще выбирают коридор, распо-

ложенный справа (или слева) по отношению к коридору, из которого вышли. Это — две поведенческие тактики (ПТ), т. е. определенные закономерности в последовательности движения животных при осуществлении целенаправленного поведения. Поведение крыс в РЛ рассматривается как структура, основой которой является комплекс элементов — ПТ.

Уже в первых опытах ОИР крыс в РЛ характеризуется определенной структурой. Упорядоченность поведения проявляется, в частности, в тенденции посещать более удаленные коридоры. Относительно биологического смысла данной упорядоченности реакций можно высказать следующие предположения. Во-первых, тенденция перемещаться в РЛ в определенной последовательности позволяет крысам каждый раз совершать выбор не из всех 12 коридоров, а только из тех, к которым крыса вышла на платформу. Во-вторых, упорядоченность ОИР животных облегчает выявление актуальных характеристик среды, от которых зависят успешность действия и формирование соответствующей программы поведения (см.: Батуев, 1980, 1985). В-третьих, распределение пищи в РЛ в течение опыта детерминировано последовательностью осуществляемых крысой выборов. Вероятностная упорядоченность их движения создает вероятностную упорядоченность распределения пищи, что облегчает нахождение непосещенных коридоров.

На следующем этапе обучения у крыс появляются новые тактики: повторное посещение одного и того же коридора при одном промежуточном выборе другого коридора (рис. 123, *Б*) и многократное посещение одного и того же коридора в опыте (Батуев и др., 1984). Животные как бы «проверяют гипотезу» возможности многократного получения пищи в одном и том же коридоре. После использования этих тактик у крыс наблюдается резкое уменьшение числа ошибок («скачок»). «Скачок» виден только на индивидуальных кривых зависимости числа ошибок от номера опыта. На суммарной кривой число ошибок уменьшается плавно (рис. 123, *А*).

Первый и второй этапы ОИР являются началом обучения. Две ПТ второго этапа обеспечивают животным определение основного условия экспериментов: в однажды посещенном коридоре пищи больше нет. Использованию этих тактик предшествует первый этап, который мы назвали перцептивным обучением. Перцептивное обучение — совокупность процессов, необходимых для выделения актуальных (значимых) признаков среды и увеличивающих способность животного адекватно реагировать на изменение ситуации.

На третьем этапе обучения имело место формирование или усиление проявляющихся ранее ПТ (ПМА и посещение более удаленных коридоров), т. е. возрастание упорядоченности поведения крыс. Следует заметить, что ПТ имеют вероятностный характер, это вероятностный стереотип. Постоянной последовательности посещения коридоров в ряду опытов не наблюдалось.

О важности ПТ второго этапа обучения свидетельствуют результаты специально проведенных экспериментов. В течение 15 опытов крысам навязывалось посещение коридоров лабиринта

через специальное устройство с прозрачными стенками (первая, или опытная, группа). В дальнейших 16—25-м опытах предоставлялась возможность свободного выбора коридоров. Вторая (контрольная) группа крыс с первого опыта обучалась в условиях свободного выбора. В 16—25-м опытах первая группа крыс не решала задачу, ошибок у них было больше, чем в 16—25-м опытах у конт-

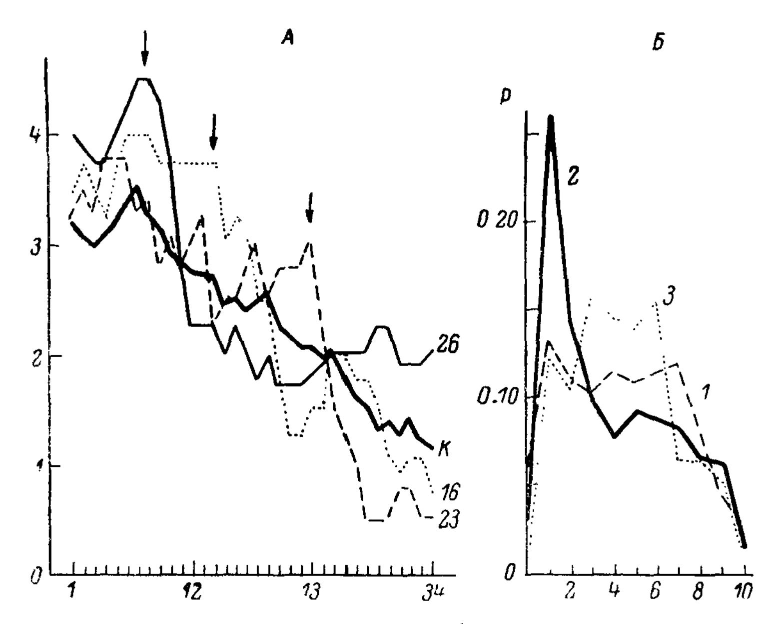


Рис. 123. Зависимость изменения числа ошибок от порядкового номера опыта (*А*) и относительная частота встречаемости определенного числа промежуточных выборов между первым и вторым посещением одного и того же коридора в течение опыта (*Б*) (данные Е. А. Рябинской и В. Браха).

А: *по оси ординат* — число ошибок; *по оси абсцисс* — номера опытов. Даны индивидуальные (крысы №№ 16, 23, 26) и суммарная (*К*) кривые. Индивидуальные кривые выравнены методом скользящей средней. *Стрелками* обозначены условные начала «скачков». *Б*: *по оси ординат* — относительная частота (*Р*) встречаемости данного числа промежуточных выборов (*ось абсцисс*). *1* — первые три опыта; *2* — три опыта перед «скачком»; *3* — три опыта после «скачка».

рольных крыс. Интерес представляет тот факт, что в первом же опыте в условиях свободного выбора у них имели место две ПТ: повторное посещение одного и того же коридора при одном промежуточном выборе другого коридора и многократное посещение одного и того же коридора в опыте (рис. 124). По сравнению с первыми опытами в контрольной группе у опытных крыс в условиях свободного выбора эти ПТ появлялись раньше. Значит в условиях навязывания выборов частично имело место перцептивное обучение, но основное условие экспериментов не было определено крысами.

Деление процесса обучения на три этапа (перцептивное обучение, определение условий достижения результата и формирование

оптимального обучения) условно, четких границ между ними проводить нельзя. Например, перцептивное обучение может продолжаться до выработки адекватных реакций либо при наличии предшествующего опыта первый этап в новой ситуации может отсутствовать или сливаться со вторым. Однако подобного рода формализация поведения способствует исследованию динамики обучения, пониманию процесса становления адекватного поведения.

Приведенные выше опыты свидетельствуют о том, что в данной конкретной ситуации в РЛ крысы используют как стратегию перемещения, так и стратегию возвращения (повторное посещение одного и того же коридора). Однако и в Y-образном лабиринте в условиях равномерного подкрепления и свободного выбора стратегия перемещения преобладает только при первых реакциях (Рябинская, Валуйская, 1983). Дальше у крыс усиливается ПМА, т. е. тенденция чаще заходить в один отсек лабиринта (правый или левый). Кроме того, выявлена зависимость степени выраженности у крыс стратегий перемещения и возвращения в Т- и Y-образном лабиринтах от частоты подкрепления (Evenden, Robbings, 1984). Значит стратегия перемещения у крыс не жестко генетически детерминирована. В связи с этим интерес представляет работа Адамса (Adams, 1984). Автор демонстрирует необходимость исследовать различные формы движения животных для определения их происхождения и организации, для выяснения роли генетических факторов и обучения.

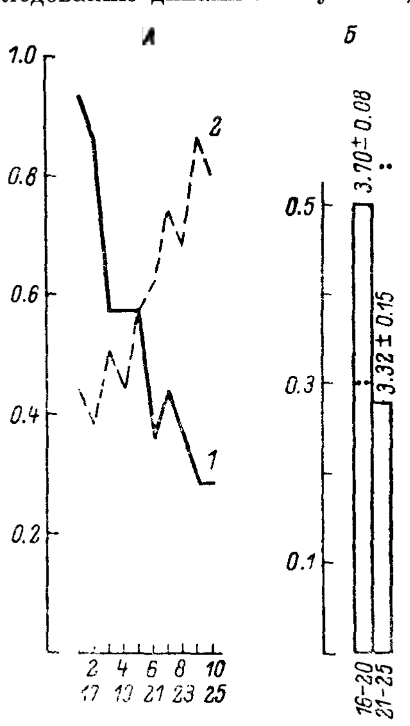


Рис. 124. Частота повторного посещения коридора через один промежуточный выбор другого коридора (*А*) и частота посещения одного и того же коридора больше двух раз в опыте (*Б*) (данные Е. А. Рябинской и О. В. Ашихминой).

А: *по оси ординат* — частота; *по оси абсцисс* — номера опытов (*верхняя шкала и кривая 1* — опытная группа крыс, *нижняя шкала и кривая 2* — контрольная группа). *Б*: *по оси ординат* — частота; *по оси абсцисс* — номера опытов; *столбики* — опытная группа крыс (*над столбиками* — число ошибок в опыте); *точками* обозначен уровень данных реакций в 1—5-м и 6—10-м опытах у контрольной группы.

При обучении животных существенное значение имеет их индивидуальный опыт. Это проявляется, в частности, в большей упорядоченности двигательной активности в новой ситуации у крыс,

предварительно обучавшихся в других условиях. Так, у крыс, в начале обучавшихся в Y-образном лабиринте и в комплексном Т-образном лабиринте, а затем в РЛ, одна из ПТ (ПМА) формируется быстрее, чем у животных, ранее не использовавшихся в экспериментах (Рябинская и др., 1984).

Одним из факторов пластичности поведения крыс является быстрая корректировка или формирование новых ПТ при изменении условий. Для иллюстрации данного положения приведем два примера. Крысы обучались осуществлять свободные выборы в двенадцатилучевом РЛ. У них была четко выражена тенденция посещать более удаленные коридоры. Затем условия эксперимента изменились. В первой половине опыта крысам «навязывали» посещение соседних коридоров, а остальные 6 выборов они осуществляли сами. В этой ситуации наблюдалась быстрая корректировка тактики. Животные стали выбирать соседние коридоры и опять решать задачу на высоком уровне.

Во втором эксперименте (Батуев и др., 1984) крысы вначале также обучались выполнять 12 выборов в опыте 1 раз в день. Затем задача была усложнена: теперь в 1 день проводилось как бы 10 опытов подряд, т. е. крысы осуществляли 10 циклов, или опытов (всего 120 выборов), не разделенных временным интервалом, но дискретных, так как пищу в каждый из посещенных коридоров помещали не сразу после выхода из них крысы, а в конце цикла (после каждых 12 выборов).

В новых условиях повторения последовательности всех выборов в ряду циклов не наблюдалось, однако крысы решали задачу. В соответствии с ситуацией произошла перестройка поведения крыс: появились две новые ПТ — цепочки реакций (т. е. повторение одной и той же последовательности выборов нескольких коридоров) и повторение каждого коридора после посещения в среднем 11 других коридоров. Кроме того, сильнее проявлялась тенденция посещать коридоры, расположенные под углом 150° друг к другу.

Опыты в «навязывающем» лабиринте и ряд других примеров (Батуев и др., 1984) свидетельствуют о том, что характер поведения зависит, в частности, от структуры лабиринта. Яркой иллюстрацией этого служат опыты Хорнера (Horner, 1984), исследовавшего стратегии поиска пищи в радиальном, параллельном и антирадиальном лабиринтах. Каждый лабиринт состоял из 8 лучей с подкреплением. В первой стадии опыта крысам позволялось осуществить 4 свободных выбора лучей. Во второй стадии им предъявлялась задача с 8 лучами. Стратегия перемещения имела место в РЛ и только на первой стадии в антирадиальном лабиринте, а в параллельном лабиринте она вообще не наблюдалась.

В РЛ проводятся сравнительные исследования поведения животных либо одного вида, но различных возрастов (Bernstein et al., 1985), либо различных видов: крыс, мышей, голубей (Bond et al., 1981; Mizumori et al., 1982, Levy et al., 1983). ПТ изучались у крыс двух линий: Вистар (В) и Крушинского—Молодкиной (КМ) (Рябинская и др., 1981; Батуев и др., 1983, 1984). Перед на-

чалом экспериментов крыс линии КМ подвергали действию сильного звука, который вызывал у них эпилептиформные припадки. В отличие от крыс линии В крысы линии КМ хуже обучались в РЛ. У них было больше ошибок и в меньшей степени выражены ПТ (например, ПМА и тенденция посещать удаленные коридоры). При изменении условий (например, в «навязывающем» лабиринте) у них не наблюдалось корректировки использовавшихся ранее ПТ или формирование новых ПТ, адекватных ситуации. Итак, аналитический подход позволил получить конкретные характеристики различия поведения двух линий крыс: нормальных и подверженных эпилепсии, хорошо и плохо обучающихся в данных условиях.

Гипотеза «когнитивные карты» — только фрагмент когнитивной психологии. Многие исследователи, работающие с использованием РЛ, вслед за Олтоном с сотрудниками (Olton, Samuelson, 1976; Olton, 1979; Olton et al., 1979) в общих чертах приняли как концепцию механизма поведения крыс в РЛ гипотезу рабочей и референтной памяти. Согласно концепции Хонига (Honig, 1978), рабочая память касается запоминания информации, необходимой только в пределах одного опыта. Например, в РЛ крыса запоминает, что в этом коридоре она уже была. Референтная память используется для запоминания информации, общей для всех опытов (например, в посещенном коридоре пищи больше нет).

Олтон раскрывает проблему памяти в терминах когнитивной психологии, т. е. иерархически организованной системы познавательных процессов (см.: Соколов, 1978). Он считает, что, выполняя задачу в РЛ, крысы должны формировать и помнить «список» (перечень) мест, которые были выбраны. При классификации памяти подчеркивается различие между делением на рабочую и референтную (которое основано на частоте встречаемости событий) и на краткосрочную и долгосрочную (которое базируется на продолжительности сохранения следов во времени) (Olton et al., 1979).

Рассматривая эту концепцию, О'Кифи (O'Keefe, 1979) предлагает для описания поведения животных принять какие-либо другие термины, отличающиеся от тех, которые уже существуют в психологии человека. Применение этих понятий влечет за собой осложнение научной коммуникации, приводит к схоластическим спорам. Примером является история исследования объема рабочей памяти крыс в РЛ. Объем рабочей памяти большинством авторов определяется количеством лучей такого лабиринта, в котором выполнение задачи будет осуществляться уже на случайном уровне. Были получены разнообразные оценки: 8 (Olton, Samuelson, 1976), 25 (Olton et al., 1977), 12 (Olton, 1979), более 24 (Roberts, 1979), 40—50 (Burešová, Bureš, 1982) элементов. В ходе этих исследований возник спор (см.: Nadel, 1979), во главе которого стояла «ограниченность» объема рабочей памяти. Но это характеристика памяти человека (причем краткосрочной), полученная в психологии посредством методики припоминания (Atkinson, 1980). Эта методика, по нашему мнению, формально не совпадает с методикой РЛ.

Термин «рабочая память» в настоящее время очень широко используется при описании результатов, полученных на животных. Приведенный выше пример разногласий свидетельствует о том, что при разработке научных гипотез, основанных на экспериментах, проведенных на животных, нельзя вслед за термином включать все компоненты концепций памяти человека, не учитывая особенности экспериментальной модели и объекта исследования. Тем не менее следует обратить внимание на упорство, с которым различные специалисты, изучающие поведение животных, применяют терминологию психологов. Данная тенденция свидетельствует о наличии сходных черт у некоторых систем реакций животных и человека, что является перспективной проблемой.

Термины «эффект первичности или начала» и «эффект недавности» (см.: Atkinson, 1980) зоопсихологи также заимствовали у психологов. В данном случае смысл этих терминов заключается в том, что степень запоминания элементов лабиринта (например, коридоров) является функцией места этого элемента в последовательности осуществленных животным выборов. Природа этих эффектов, которые рассматриваются как характеристика рабочей памяти животных, остается неизученной, несмотря на попытки объяснить подобные феномены фактором времени или интерференцией (Olton, Samuelson, 1976; Maki et al., 1979; Olton, 1979; Roberts, Smyth, 1979; Mazmanian, Roberts, 1983). Было показано, что в РЛ крысы лучше запоминают первые («эффект первичности») (Батуев и др., 1984) и последние («эффект недавности») (Roberts, Smyth, 1979) выборы.

Маки и соавторы (Meki et al., 1984) отмечают, что одной из самых интересных характеристик пространственной рабочей памяти является ее долговечность. Продолжительность сохранности следов у крыс в условиях РЛ обычно определяется как время, на которое может быть прекращено выполнение животным задачи после осуществления первой половины выборов, чтобы во второй половине выборов выполнение было на случайном уровне. Величины данного параметра получены разнообразные: 20 мин (Olton, Collinson, 1979), 24 ч (Beatty, Shavalia, 1980), 10 мин (Markowska al., 1983), более 20 ч (Maki et al., 1984b). Следует отметить, что самое минимальное время хранения следов — 10 мин. В связи с этим представляет интерес ряд работ, проведенных в РЛ.

Олтон и Самуелсон (Olton, Samuelson, 1976) показали, что крысы способны осуществлять несколько (4 и 8) опытов подряд с интервалом в 1 мин. Олтон и соавторы (Olton, 1979; Olton et al., 1979) предположили, что необходимым условием для такого выполнения является «отделение» следов памяти о предыдущем опыте от новой поступающей информации и их «стирание».

В описанных выше опытах крысы выполняли 10 циклов подряд (Батуев и др., 1984). В последнем случае был проведен детальный анализ поведения крыс, так как гипотеза о стирании следов, учитывая приведенные выше данные о времени их хранения, по нашему мнению, предполагает существование у крыс механизма,

осуществляющего активный процесс забывания. Как отмечалось выше, у крыс в указанной ситуации во 2—10-м циклах появляются новые ПТ. Увеличение числа ошибок имело место только во втором цикле, дальше величина этого параметра стабилизировалась. Привлекает внимание аналогия: при предъявлении человеку нескольких следующих друг за другом задач, основанных на кратковременной памяти, максимум снижения уровня их решения имеет место между первой и второй задачами (Loess, 1964; Leeming, 1968). В приведенном примере со второго цикла у крыс произошла перестройка поведения в соответствии с новыми условиями. Значит не только стирание следов памяти определяет выполнение задачи, а существует и другой механизм. Чтобы показать возможность стирания следов после каждого цикла, надо было выяснить, дифференцируют ли крысы циклы.

Был использован следующий прием обработки данных. Сделано допущение, что крысы не воспринимают границу между циклами. Весь опыт (120 выборов) принимался за непрерывную цепь однотипных событий. В таком случае параметры поведения крыс в любых 12 последовательных выборах не должны отличаться. Вся цепь 120 выборов анализировалась по блокам, состоящим из 12 выборов. Каждый следующий блок отличался от предыдущего сдвигом на один выбор: 1—12-й, 2—13-й, 3—14-й, 34—45-й, 109—120-й выборы. Ошибкой в данном случае считалось повторное посещение коридора в блоке. Рассматривались блоки, включающие выборы, осуществленные во 2—10-м циклах. Блоки объединялись по следующей системе: 1—12-й — блоки, начинающиеся с первого выбора во 2—9-м циклах (т. е. сами циклы), 2—13-й — блоки со второго выбора и т. д. Число ошибок в блоках было неодинаково (рис. 125, *А*). Наименьшее число ошибок было в 1—12-м блоках (т. е. в циклах), 2—13-м и 3—14-м, а наибольшее — в блоках с 6—17-го по 10—21-й. Промежуточное положение занимали блоки 11—22-й и 12—23-й.

Провести анализ различия числа ошибок в блоках можно с помощью схемы на рис. 125, *Б*. Большое число ошибок в блоке 6—17-м (значительно большее, чем в циклах 1—12-м) объясняется тем, что в нем нет существенного преобладания выборов одного из двух последовательных циклов (n и $n+1$). В первой половине цикла $n+1$ крысы часто заходили в коридоры, посещенные им во второй половине цикла n. Меньшее число ошибок в блоке 11—22-м, чем в блоке 6—17-м, объясняется тем, что в блоке 11—22-м преобладают выборы, сделанные в одном цикле ($n+1$). Соотношение числа выборов из двух разных циклов в блоках 3—14-м и 11—22-м одинаковое, а число ошибок разное. Число ошибок в 11—22-м блоке больше, чем в блоке 3—14-м, и мало отличается от числа ошибок в блоке 6—17-м. Значит крысы лучше запоминают коридоры, посещенные в первых выборах циклов, что отмечалось выше (Батуев и др., 1984), и повторяют их с большим числом промежуточных выборов, чем коридоры, посещенные в конце циклов.

Полученные данные свидетельствуют о том, что сделанное допущение неправомерно, объединение выборов из разных циклов — искусственное. Следовательно, крысы различают границы между циклами, т. е. можно разрабатывать гипотезу стирания следов рабочей памяти параллельно с изучением перестройки поведенческих реакций. Итак, формальное выделение элементов поведения способствует пониманию становления адаптивных действий.

Приведенные примеры доказывают необходимость тщательного исследования двигательных реакций животных, эгоцентрической

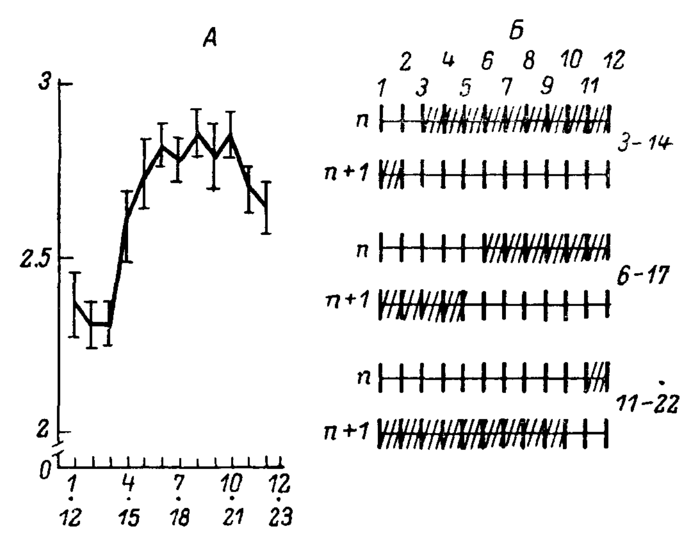


Рис. 125. Анализ повторных посещений коридоров при осуществлении крысами 10 циклов (данные Е. А. Рябинской и О. В. Ашихминой).

А — повторное посещение коридоров в блоках, включающих выборы, осуществленные во 2—10-м циклах (*по оси ординат* — число ошибок; *по оси абсцисс* — блоки: 1—12-й, . . ., 4—15-й, . . ., 12—23-й); *Б* — схема блоков (*цифры наверху* — номера выборов в циклах, *n*, *n*+1 — номера циклов; *справа* — обозначения заштрихованных блоков).

памяти (Натишвили и др., 1980а) в комплексе с изучением так называемой образной памяти (Натишвили и др., 1980б; Айвазашвили, Орджоникидзе, 1985) и рабочей памяти для определения основных механизмов поведения. Это требует разработки приемов формализации сложных форм поведения в физиологическом эксперименте (Забродин и др., 1983). Простое вычитание предполагаемого эффекта стереотипных реакций животных из суммы правильных реакций, как это пытаются делать некоторые авторы (Bond et al., 1981), вряд ли позволит выявить абсолютное значение только «образа среды» (или «когнитивных карт») для формирования адекватного поведения. Движение животных и формирование у них «образа среды» — два взаимосвязанных процесса.

Основой для исследования поведения должен быть системно-структурный методологический принцип (Свидерский, Зобов,

1970), разрабатываемый отечественными физиологами на базе концепций И. М. Сеченова, И. П. Павлова, А. А. Ухтомского, И. С. Бериташвили, Н. А. Бернштейна, П. К. Анохина и др.

ЛИТЕРАТУРА

Айвазашвили И. М., Орджоникидзе Ц. А. Особенности формирования и динамика образной кратковременной памяти у крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1985, т. 35, с. 32—38.

Батуев А. С. Программирование целенаправленного поведения и ассоциативные системы мозга. — Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, с. 629—640.

Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 254 с.

Батуев А. С. Ассоциативная система и программирующая деятельность мозга. — В кн.: Ассоциативные системы мозга. Л., 1985, с. 5—13.

Батуев А. С., Рябинская Е. А., Ашихмина О. В. Обучение крыс линий Вистар и Крушинского—Молодкиной в радиальном лабиринте. — Журн. высш. нерв. деят., 1983, т. 33, с. 819—826.

Батуев А. С., Рябинская Е. А., Ашихмина О. В. Поведенческие тактики у крыс в радиальном лабиринте. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 34, с. 38—47

Забродин И. Ю., Петров Е. С., Вартанян Г. А. Методологические аспекты формализации сложных форм поведения в физиологическом эксперименте. — В кн.: Методологические проблемы обработки медико-биологической информации. Л., 1983, с. 29—40.

Лазаренко Н. С., Петров Е. С., Забродин И. Ю., Вартанян Г. А. Вероятностные характеристики поведения крыс в условиях открытого поля. — Журн. высш. нерв. деят., 1982, т. 32, с. 1096—1103.

Натишвили Т. А., Сихарулидзе Н. И., Кадагишвили А. И. О пространственной памяти у крыс. — Сообщ. АН Груз. ССР, 1980а, т. 99, с. 457—460.

Натишвили Т. А., Сихарулидзе Н. И., Кадагишвили А. И. Об образной и условнорефлекторной пространственной памяти у крыс. — В кн.: Материалы Республиканской конференции по вопросам высшей нервной деятельности. Тбилиси, 1980б, с. 59—62.

Рябинская Е. А. Асимметрия направления движения у крыс линий Вистар и Крушинского—Молодкиной в радиальном лабиринте. — Журн. высш. нерв. деят., 1982, с. 566—568.

Рябинская Е. А. Роль сенсорных сигналов при ориентации крыс в радиальном лабиринте. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 34, с. 366—368.

Рябинская Е. А., Валуйская Т. С. Асимметрия направления движения как тактика пищевого поведения у крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1983, т. 33, с. 654—661.

Рябинская Е. А., Валуйская Т. С., Ашихмина О. В. Пространственно-моторная асимметрия в поведении крыс. — Журн. высш. нерв. деят., 1984, т. 34, с. 1078—1085.

Рябинская Е. А., Кропотина О. В., Браха В. Поведение крыс линий Вистар и Крушинского—Молодкиной в радиальном лабиринте. — ДАН СССР, 1981, т. 261, с. 1499—1502.

Свидерский В. И., Зобов Р. А. Новые философские аспекты элементно-структурных отношений. Л., 1970. 128 с.

Соколов Е. Н. Предисловие редактора перевода кн.: Р. Клацки «Память человека (структуры и процессы)». М., 1978, с. 5—7.

Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М., 1976. 286 с.

Adams J. A. Learning of movement sequences. — Psychol. Bull., 1984, vol. 96, p. 3—28.

(*Atkinson R. C.*) *Аткинсон Р.* Человеческая память и процесс обучения. М., 1980. 527 с.

Beatty W. W., Shavalia D. A. Rat spatial memory: resistance to retroactive interference at long retention intervales. — Anim. Learn. and Behav., 1980, vol. 8, p. 550—552.

Bernstein D., Olton D. S., Ingram D. K., Waller S. B., Reynolds M. A., London E. D. Radial maze performance in young and aged mice: neurochemical correlates. — Pharmacol. Biochem. and Behav., 1985, vol. 22, p. 301—307.
Bolhuis J. J., Burešová O., Bureš J. Persistence of working memory of rats in an aversively motivated radial maze task. — Behav. Brain Res., 1985, vol. 15, p. 43—49.
Bond A. B., Cook R. Y., Lamb M. R. Spatial memory and the performance of rats and pigeons in the radial-arm maze. — Anim. Learn. and Behav., 1981, vol. 9, p. 575—580.
Branch M. N. Observing observing. — Behav. and Brain Sci., 1983, vol. 6, p. 705—706.
Burešová O., Bureš J. Capacity of working memory in rats as determined by perpormance on a radial maze. — Behav. Proc., 1982, vol. 7, p. 63—72.
Calhoun J. B. The ecology and sociology of the Norway rat. — U. S. Publ. Health Service Pub., 1963, N 1008, p. 257—291.
(*Dembowski J.*) *Дембовский Я.* Психология животных. М., 1959. 385 с.
Ellen P., Soteres B. J., Wages C. Problem solving in the rat: Piecemeal acquisition of cognitive maps. — Anim. Learn. and Behav., 1984, vol. 12, p. 232—237.
Ellis M. E., Clegg D. K., Kesner R. P. Exhaustive memory scanning i Rattus norvegicus: recognition for food items. — J. Comp. and Psychol., 1984, vol. 98, p. 194—200.
Evenden J. L., Robings T. W. Win-stay behaviour in the rat. — Quart. J. Exp. Psychol., 1984, vol. B36, p. 1—26.
Flood M., Lendenmann K., Rapoport A. 2×2 games played by rats: different delays of reinforcement as payoffs. — Behav. Sci., 1983, vol. 28, p. 65—78.
Gaffan D., Gowling E. A. Recall of the goal box in latent learning and latent discrimination. — Quart. J. Exp. Psychol., 1984, vol. B36, p. 39—51.
(*Hinde R. A.*) *Хайнд Р.* Поведение животных. М., 1975. 855 с.
Honig W. K. Studies of working memory in the pigeon. — In: Cognitive aspects in animal behavior / Ed. S. H. Hulse et al. Hillsdale, 1978, p. 211—248.
Horner J. The effect of maze structure upon the performance of a multiple-goal task. — Anim. Learn. and Behav., 1984, vol. 12, p. 55—61.
Krechevsky I. «Hypotheses» in rats. — Psychol. Rev., 1932, vol. 39, p. 516—532.
Leeming F. C. Effects of association value of trigrams and ITI on short-term memory. — Psychonomic Sci., 1968, vol. 11, p. 67—68.
Levine M. A model of hypothesis behavior in discrimination learning set. — Psychol. Rev., 1959, vol. 66, p. 353—366.
Levy A., Kluge P. B., Elsmore T. F. Radial arm maze performance of mice: acquisition and atropine effects. — Behav. and Neural. Biol., 1983, vol. 39, p. 229—240.
Loess H. Proactive inhibition in short-term memory. — J. Verb. Learn. and Verb. Behav., 1964, vol. 3, p. 362—363.
Magni S., Krekule I., Bureš J. Radial maze type as a determinant of the choic behavior of rats. — J. Neurosci. Meth., 1979, vol. 1, p. 343—352.
Maki W. S., Brokovsky S., Berg B. Spatial memory in rats: resistance to retro active interference. — Anim. Learn. and Behav., 1979, vol. 7, p. 25—30.
Maki W. S., Beatty W. W., Clouse B. A. Item and order information in spatial memory. — J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Proc., 1984a, vol. 10, p. 437—452.
Maki W. S., Beatty W. W., Hoffman N., Bierley R. A., Clouse B. A. Spatial memory over long retention intervals: nonmemorial factors are not necessary for accurate performance on the radial-arm maze by rats. — Behav. and Neural Biol., 1984b, vol. 41, p. 1—6.
(*Manning A.*) *Меннинг О.* Поведение животных. М., 1982. 360 с.
Markowska A., Burešová O., Bureš J. An attempt to account for controversial estimates of working memory persistence in the radial maze. — Behav. and Neural Biol., 1983, vol. 38, p. 97—112.

Masterton R. Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 1. Sensory Integration. New York; London, 1978. 579 p.
Mazmanian D. S., Roberts W. A. Spatial memory in rats under restricted viewing conditions. — Learn. and Motiv., 1983, vol. 14, p. 123—139.
Mizumori S. J. J., Rosenzweig M. R., Kermisch M. G. Failure of mice to demonstrate spatial memory in the radial maze. — Behav. and Neural Biol., 1982, vol. 35, p. 33—45.
Morris R. New approaches to learning and memory. — Trends Neurosci., 1982, vol. 5, p. 3—4.
Morris R. Developments of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. — J. Neurosci. Meth., 1984, vol. 11, p. 47—60.
Nadel L. Working memory won't work. — Behav. Brain Sci., 1979, vol. 2, p. 338—339.
O'Keefe J. Hippocampal function: does the working memory hypothesis work? Should we retire the cognitive map theory. — Behav. Brain. Sci., 1979, vol. 2, N 3, p. 340—343.
O'Keefe J. Two spatial systems in the rat brain-implications for the neural basis of learning and memory. — In: Mol. and Cell. Interact. Underlying Higher Brain Funct. Proc. 9th Meet. Int. Neurobiol. Soc. Abbaye Roy. Amsterdam; New York, 1983, p. 453—464.
O'Keefe J., Nadel L. Precis of O'Keefe and Nadel's the hoppocampus as a cognitive map. — Behav. Brain Sci., 1979, vol. 2, p. 487—533.
Olton D. S. Mazes, maps and memory. — Amer. Psychol., 1979, vol. 34, p. 583—596.
Olton D. S., Becker J. T., Handelmann G. E. Hippocampus, space and memory. — Behav. and Brain Sci., 1979, vol. 2, p. 313—365.
Olton D. S., Collinson C. Interamaze cues and «odor trils» fail to direct choice behavior on an elevated maze. — Apim. Learn. and Behav., 1979, vol. 7, p. 221—223.
Olton D. S., Collinson C., Werz M. A. Spatial memory and radial arm maze performance of rats. — Learn. and Motiv., 1977, vol. 8, p. 289—314.
Olton D. S., Samuelson R. J. Remembrance of places passed: spatial memory in rats. — J. Exp. Psychol., 1976, vol. 2, p. 97—116.
Panakhova E., Burešová O., Bureš J. Persistence of spatial memory in the Morris water tank task. — Int. J. Psychophysiol., 1984, vol. 2, p. 5—10.
Pico R. M., Gerbrandt L. K., Pondel M., Ivy G. During stepwise cue deletion, rat place behaviors correlate with place unit responses. — Brain Res., 1985, vol. 330, p. 369—372.
Ray R. D., Brown D. A. A systems approach to behavior. — Psychol. Rec., 1975, vol. 25, p. 459—478.
Restle F. Discrimination of cues in mazes: a resolution of the «place-vs-response» question. — Psychol. Rev., 1957, vol. 64, p. 217—228.
Roberts W. A. Spatial memory in the rat on a hierarchical maze. — Learn. and Motiv., 1979, vol. 10, p. 117—140.
Roberts W. A., Smyth W. E. Memory for lists of spatial events in the rat. — Learn. and Motiv., 1979, vol. 10, p. 313—336.
Sara S. J., David-Remacle M. Discriminative avoidance learning in hippocampal and cortical rats: Acquisition rates, behavioral strategies, and long-term retention. — Physiol. Psychol., 1981, vol. 9, p. 37—48.
Schoener L. W. Theory of feeding strategies. — Ann. Rev. Ecol. and Systemat., 1971, vol. 26, N 4, p. 619—669.
Simms J. R. Quantification of behavior. — Behav. Sci., 1983, vol. 28, p. 274—283.
Smith J. N. M. The food searching behavior of two European thrushes: II. The adaptiveness of the searsch patterns. — Behavior, 1974, vol. 49, p. 1—61.
Stanton M. E., Thomas G. J., Brito L. N. O. Posterodorsal septal lesions impair performance on both shift and stay working memory tasks. — Behav. Neurosci, 1984, vol. 98, p. 405—415.
Sutherland R. J., Dyck R. H. Place navigation by rats in a swimming pool. — Can. J. Psychol., 1984, vol. 38, p. 322—347.

Suzuki S., Augerinos G., Black A. H. Stimulus control of spatial behavior on the eight-armmaze in rats. — Learn. and Motiv., 1980, vol. 11, p. 1—18.

Thinus-Blanc C. A propos des «cartes cognitives» chez l'animal: examen critique de l'hypothese de Tolman. — Cah. Psychol. Cognit., 1984, vol. 4, p. 537—558.

Thorndike E. L. Animal intelligence. New York, 1911. 114 p.

Turvey M. T., Carello C. Cognition: the view from ecological realism. — Cognition, 1981, vol. 10, p. 313—321.

Walk R. D., Walters C. P. Effect of visual pattern on running an unpredictable maze. — Bull. Psychonom. Soc., 1981, vol. 18, p. 113—114.

Wallace J., Steinert P. A., Scobie S. R., Spear N. E. Stimulus modality and short-term memory in rats. — Anim. Learn. and Behav., 1980, vol. 1, p. 10—16.

Zoladek L., Roberts W. A. The sensory basis of spatial memory in the rat. — Anim. Learn. and Behav., 1978, vol. 6, p. 77—81.

Глава 17

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫХ ОБЕЗЬЯН И ПРОБЛЕМА АНТРОПОГЕНЕЗА

Из двух с лишним сотен видов обезьян, живущих в основном в тропическом и субтропическом поясах нашей планеты, систематика выделила только четыре вида человекообразных обезьян. Три из них, так называемые крупные человекообразные обезьяны — горилла, шимпанзе, орангутан — использовались в научно-исследовательских целях несравнимо чаще, чем четвертый — гиббон. К чести отечественной науки следует сказать, что ее представители являются родоначальниками сравнительной психологии (Н. Н. Ладыгина-Котс) и экспериментальной приматологии (И. И. Мечников). Одним из первых в мире приматологических центров явился Субтропический филиал Всесоюзного института экспериментальной медицины, организованный в 1925 г. в Сухуми. И. П. Павлов, сотрудники которого уже приступили к изучению высшей нервной деятельности обезьян на базе Ленинградского зоопарка, с большим вниманием отнесся к этому важному событию. На запрос Академии наук СССР о целесообразности организации обезьяньего питомника он написал, что «существование питомника для обезьян, несомненно, имеет биологический интерес» (цит. по: Фридман, 1972, с. 67) (рис. 126).

Первые систематические исследования поведения антропоидов (под этим названием в подавляющем большинстве работ фигурирует шимпанзе) были проведены психологами и зоопсихологами с применением самых различных двигательных методик (Ладыгина-Котс, 1923, 1935; Павлов, 1923; Bingham, 1928; Yerkes, Yerkes, 1929; Köhler, 1930; Nissen, 1931). Сравнительное изучение функций головного мозга антропоидов, учитывая деятельность сотрудников И. П. Павлова в Ленинградском зоопарке, на Сухумской биостанции и в Колтушах, было сделано при широком физиологическом сопоставлении их, с одной стороны, с собаками и низшими обезьянами и, с другой — со здоровым и нервно больным человеком.

Антропоид, щедро раскрывающий свои сокровенные богатства, позволяет современному исследователю строить достаточно обновленную психофизиологическую модель нашего плестоценового

прародителя — уже человека. В этой новой модели важное значение имеет проблема языка, понимаемая более расширительно, чем это было принято до недавнего времени. В связи с исследованием ВНД обезьян следует отметить научный героизм И. П. Павлова, который в силу прирожденной подозрительности ко всему туманному, принимавшему личину хрестоматийной истины, в своих трактовках поведения антропоидов спокойно говорил об их уме, мыш-



Рис. 126. Детеныш орангутана Бокки Берм, родившейся в Московском зоопарке (фото Э. Я. Аулова).

лении и бескорыстной любознательности, признавал их внутренний мир, «состоящий из прежних раздражений и рефлексов» (Павлов, 1931, с. 154). Дальнейшее развитие экспериментальной приматологии несомненно приведет к использованию огромных возможностей, которыми наделена природная модель нас самих — обезьяна.

ПОДРАЖАТЕЛЬНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Проблема подражания постоянно занимала умы психологов, пытавшихся установить закономерности интеллектуального развития ребенка, становления у него речевой функции. Быстрота, с которой названия слов осваиваются ребенком, замечен-

ная еще И. М. Сеченовым (1866) и Дарвиным (Darwin, 1881), а также богатство мимико-жестикуляторных и пантомимических реакций, которыми отличается его поведение уже на первом году его жизни, необъяснимы без признания «закона подражания» (Darwin, 1881). В единственном высказывании И. П. Павлова о физиологической природе подражания видно, что он признавал существование особого подражательного рефлекса, «при помощи которого у всех складывается и вырабатывается сложное индивидуальное и социальное поведение» (1926, с. 428). К сожалению, в дальнейших работах, когда И. П. Павлов и его ближайшие ученики (П. К. Денисов, Ф. П. Майоров, Н. А. Подкопаев, Ю. П. Фролов и др.) вплотную приступили к изучению особенностей поведения обезьян, этот тезис был почему-то забыт.

Несколько позже Л. А. Орбели (1949), а затем Л. Г. Воронин (1955) считали необходимым изучать подражательную деятельность в сравнительно-физиологическом плане. По мнению Л. Г. Воронина, эта функция играет «большую роль в индивидуальном приспособлении высших животных и в онтогенетическом развитии высшей нервной деятельности человека» (Воронин, 1955, с. 217).

Сложность экспериментальной разработки проблемы подражания состоит в отсутствии четкого определения его природы. Болдуин (Baldwin, 1911b) считал мозг органом повторения, а само подражание отражением способности мозга продолжать ту форму раздражения, которой оно вызвано. «Самоподдерживающийся тип нервного действия», выдвинутый Болдуином на модели подражательной реакции, можно рассматривать как одну из первых попыток анализа нервных функций в категориях кибернетики. И. М. Сеченовым (1866), Дарвиным (Darwin, 1881), В. М. Бехтеревым (1912), Древером (Drever, 1921) и др. были обстоятельно описаны подражательные голосовые, мимико-жестикулярные и другие реакции, а поразительная устойчивость их позволила В. М. Бехтереву рекомендовать их для воспитания уже с конца второго месяца жизни ребенка. Сам факт формирования речи у ребенка И. М. Сеченов рассматривал как «инстиктивное стремление ребенка подражать» (1866, с. 61). Он говорил также о предуготовленности некоторых форм подражательной деятельности. Относительно переноса слухового и зрительного ощущений на голосовой аппарат И. М. Сеченов признавал, что для людей он «имеет все характеры родового признака в том смысле, что обезьянам приписывается зрительно-мышечная, а птицам слухо-мышечная подражательность» (1873, с. 219). Безусловнорефлекторная природа первичных форм подражания у детей признавалась также и в более поздних работах (Орбели, 1949; Воронин, 1957).

Многолетними усилиями психологов, этологов, зоопсихологов и физиологов подражание изучалось на животных в диапазоне от рыб до антропоидов. Вместе с тем это пока мало продвинуло нас в сторону выяснения основных механизмов или хотя бы построения приемлемой рабочей гипотезы подражания. Крауфорд (Craw-

ford, Spence, 1939), например, считал, что все случаи подражания у животных вплоть до человекообразных обезьян сомнительными. Другие авторы, отрицая возможность выработки сложных форм поведения у низших обезьян, признавали наличие у них инстинктивного или «социального» имитирования (Thorndike, 1901; Watson, 1914; Аронович, Хотин, 1929). Отчетливое подражание 7-недельного детеныша макаки лапундры действия своей матери в экспериментальных условиях описал Л. Г. Воронин (1947, 1957). На глубокую связь подражания и гнездостроительной деятельности указывали в своих работах Ниссен (Nissen, 1944), Бернстайн (Bernstein, 1962), Гаррисcон (Garrisson, 1952) и др. Работая в лаборатории физиологии поведения приматов (Институт физиологии АН СССР им. И. П. Павлова), мы неоднократно могли убедиться, что наиболее быстрое привыкание детенышей шимпанзе к новым сортам пищи происходило в присутствии взрослых обезьян, активно поедавших эти продукты (Фирсов, 1972, 1977).

Сравнительно-физиологическое исследование подражания успешно проводилось на грызунах и птицах. По данным Миллера и Доларда (Miller, Dolard, 1941), Мунна (Munn, 1950), В. К. Федорова (1965) и др., у мышей и крыс имеется отчетливое следование за «лидером», реагирующим известным образом на условный сигнал. В. К. Федоровым было показано, что после обучения мышей по методике «актер—зритель» особи-зрители в контрольных опытах находили кормушку быстрее, чем нетренированные мыши. Накоплен очень большой материал о подражании у птиц. Он касается звукоподражания и перестройки других поведенческих координаций. По мнению А. Н. Промптова, формирование песни без «учителя» возможно у немногих примитивно поющих птиц: «у большинства нормальный видовой тип песни без влияния старых певцов сложиться не может» (Промптов, 1944, с. 280).

Хемфри (Humphrey, 1921), Г. З. Рогинский (1948) и отчасти В. К. Федоров (1965) отрицали врожденную природу подражания. Подражательную реакцию они рассматривали как условный рефлекс, где модель раздражения и ответа сходны. При этом В. К. Федоров считал, что подражательная реакция является натуральным условным рефлексом на базе соответственной врожденной функции. Этим взглядам можно противопоставить материалы и мнение К. Н. Кржышковского (1933), Крауфорда и Спенса (Crawford, Spence, 1939), В. В. Герасимова (1964) и других авторов о независимости подражательной и условнорефлекторной деятельности. После удаления больших полушарий у цыплят и переднего мозга у рыб (треска, пикша, сайда) К. Н. Кржышковский (1933) и В. В. Герасимов (1964) обнаружили дезинтеграцию, правда, разного знака, подражательных рефлексов и условнорефлекторной деятельности. Несовпадение их данных можно предположительно объяснить тем, что локализация мозговых структур, ответственных за имитационную деятельность, не совпадает у птиц и рыб. Не исключено также, что авторы имели дело с разными уровнями этой деятельности.

Не лишена интереса точка зрения Н. А. Попова (1930), который считал, что под подражанием исследователи понимают разные явления. Сам же он, категорически отрицая врожденность подражательного поведения, объяснял клевание только что вылупившимся цыплятами в ответ на подобные акты у «демонстратора» проявлением пищевой доминанты. Этим же автором показано, что реакция клевания на различные раздражители сохранялась также у децеребрированных птиц (цыпленок, курица, голубь).

Как видно, мнения исследователей относительно природы подражания различаются только в деталях. Признается, что способность к воспроизведению поведения «демонстратора» передается нервной системе по наследству, хотя специального инстинкта для этой деятельности, вероятно, нет. По-видимому, эта трактовка способна объяснить лишь наиболее примитивную форму подражания. Именно ее удается обусловить с помощью сочетания с индифферентным раздражением (Аронович, Хотин, 1929; Crawford, Spence, 1939; Штодин, 1947; Воронин, 1948; Кряжев, 1955; Герасимов, 1964). Вместе с тем Биеренс де Гаан (Bierrens de Haan, 1940), а за ним А. Н. Промптов (1947) поставили вопрос об отграничении «социального» (инстинктивного) подражания от действия особей, у которых совпадает эмоциональная настройка. А. Н. Промптов считает, что такая «изореакция» не является подражанием, а факты, описанные В. Я. Кряжевым (1928), М. П. Штодиным (1947) и другими авторами, относит к действию других механизмов поведения, с чем согласиться трудно. В той же работе реагирование особи по типу «резонации» (воспроизведение поведения демонстратора) А. Н. Промптов относит к подражанию.

Вопрос представляется еще более сложным, когда делаются попытки анализа сложных форм подражательной деятельности ребенка в возрасте 1—2 лет и подростков антропоидов (шимпанзе). Не видеть этого своеобразного поведенческого «взрыва» и не придавать ему должного значения в аспекте эволюционного становления отряда приматов, а также обогащения механизмов индивидуального поведения (Watson, 1908; Köhler, 1930) означает и далее придерживаться метафизической концепции относительно одной из основ высшей нервной деятельности.

С представлением об уровнях подражательной деятельности связаны многие вопросы онтогенетического и филогенетического становления этого вида поведения. Факты, которые во множестве имеются у исследователей, позволяют говорить, что способность к повторению действий другого животного без направленной выработки и принятого подкрепления, которое получает в эксперименте «демонстратор», имеет место у широкого круга видов позвоночных. В работах И. В. Орлова (1958) и В. В. Герасимова (1962, 1964) показано, что у рыб легко образуются стойкие подражательные условные рефлексы при пищевом и оборонительном подкреплении. Подражательное поведение у птиц занимает исключительное место в формировании их видового поведения (пение, освоение кормовых мест и необычных видов пищи птенцами-слетками).

К сожалению, ни в одной работе мы не могли обнаружить хотя бы одну характеристику, по которой можно было бы судить о начале, развитии и окончательном формировании подражательного действия.

На мышах и крысах получены отчетливые факты относительно реакции следования за «лидером», проявляющим определенную условнорефлекторную программу. «Ведомые» крысы, по Черчу (Church, 1957), в 70 % случаев направлялись в то же плечо лабиринта, где получали подкрепление «лидеры». На этом поведении совершенно не сказывалась предварительная выработка у них других форм двигательной активности. Интересны данные Мунна (Munn, 1950), когда крысы получали пищевое подкрепление только в том случае, если шли в лабиринте не за лидером, а в противоположном от него направлении. В такой постановке опыта процент адекватных реакций постепенно снижался, что автором объяснялось включением «социального» фактора.

По методике экспериментального конфликта (Хотин, 1947а) подражательное поведение изучалось у овец и оленей. В этих условиях способность к подражанию у овец установлена в 100 %, у оленей — в 76 %.

В. Я. Кряжев (1929, 1935, 1955), изучая подражание у собак, обнаружил у особи-имитатора возрастание слюноотделения по мере увеличения количества кормящихся собак. Эту реакцию, названную им натуральным пищевым рефлексом стадного характера, следует считать в полном смысле условной, так как она вызывалась теми же условными сигналами, которые у собак-«демонстраторов» запускали пищевую деятельность. Прочность условных подражательных рефлексов оказалась незначительной. Любопытно, что у только что прозревших щенков вид незнакомой пищи не вызывал слюноотделения, но вид щенка, поедающего пищу, вызывал отчетливую секрецию, которая считалась врожденной. Сравнительное изучение подражания у собак и низших обезьян провел М. П. Штодин (1941), обнаружив при этом большую специализацию подражательных рефлексов у последних. Кроме того, у собак лишь в единичных случаях обнаруживалось подражательное угашение, а сами реакции оказывались более устойчивыми к внешнему торможению.

Как указывалось выше, у низших и человекообразных обезьян некоторыми авторами обнаружена высокая реактивность подражательного поведения. Негативные данные о подражательной деятельности у низших обезьян (Thorndike, 1901; Kinneman, 1902; Watson, 1908; Аронович, Хотин, 1929), очевидно, следует объяснять неадекватностью методических приемов, например, попытками выработки подражания человеческим действиям, которые по своему характеру являются орудийными. Как будет ясно из следующего раздела данной главы, ожидать таких форм поведения не было никакого основания. С другой стороны, Хаггерти (Haggerty, 1909), предъявляя восемь различных задач капуцинам и макакам резусам, установил у них отчетливое подражание. При этом

он выяснил, что обязательным условием выработки подражания у обезьян является зрительное восприятие не только определенных моторных актов, но и результатов этих действий. Оригинальную методику индивидуально-стадного изучения условнорефлекторного поведения у низших обезьян использовал В. Я. Кряжев (1940). Он обнаружил, что в такой ситуации освоение навыка доставания пищи с помощью палки с крючком происходило за 2—3 пробы, тогда как в случаях без показа требовалось 20—40 проб.

Л. Г. Воронин (1947, 1948), Л. Г. Воронин и Г. И. Ширкова (1948) в опытах на низших обезьянах (павианы, макаки) получили важные данные о выработке по подражанию положительных условных рефлексов, угашения, дифференцирования, условных тормозов. Интересное наблюдение приводит Л. Г. Воронин (1948): в обычных условиях опыта у вожака стада павианов положительный условный рефлекс образовался с пятого сочетания, а дифференцировка — после 80 применений сигнала без подкрепления. Когда вожак был удален из стада, стойкие положительные рефлексы были обнаружены у всех обезьян, хотя 6 из 11 особей никогда пищевого подкрепления не получали.

По данным Дерби и Риопелл (Darby, Rioppel, 1959), макаки резусы способны образовать точное подражательное поведение и в том случае, если особь-«демонстратор» [1] не всегда получала подкрепление за адекватное решение. По свидетельству этих авторов, подражательное научение шло успешнее, если обезьяна-«имитатор» [2] видела наряду с правильными и ошибочные решения. Эти факты позволяют предположить, что механизмы подражательного поведения обезьян теснейшим образом связаны с механизмом образной памяти (Фирсов, 1960, 1963). Об этом могут говорить данные, полученные на шимпазе Г. И. Ширковой (1965): повторение особью-«имитатором» 10-компонетной цепи действий «демонстратора» на условные положительные и отрицательные сигналы.

До сих пор зарегистрированы единичные случаи голосового подражания у обезьян одного вида другому или человеку (Hayes, Hayes, 1951, 1952; Козаровицкий, 1965). Этот феномен рассматривается Л. Б. Козаровицким как возможность отрыва эмоциональных (врожденных) звуков от их сигнальной основы с последующим обобщением и нивелированием врожденных голосовых проявлений, что могло иметь место в процессе становления человеческой вербальной коммуникации.

Удивляет тот факт, что в ранних работах Йеркса (Yerkes, 1916, 1927a, 1927b), а также в монографии Кёлера (Köhler, 1930) возможность образования подражательных реакций у антропоидов,

---

[1] «Демонстратор» — обезьяна, у которой в подготовительной стадии опытов выработана система двигательных условных рефлексов.

[2] «Имитатор» — обезьяна, присутствующая на опыте и наблюдающая за решением задачи обезьяной-«демонстратором».

в частности у шимпанзе, либо подвергалась большому сомнению, либо им не придавалось должного значения. Вместо этого Йеркс писал о внушении, которое легче проявляется у молодых особей и является важным фактором в научении. Он также безуспешно искал место шимпанзе между животными с их примитивной («циркулярной») формой подражания и человеком с его разумным подражанием. Сейчас еще нет достаточного количества фактов, но способность к подражанию у разных видов антропоидов, по-видимому, неодинакова. По данным Йеркса (Yerkes, 1916), горилла не подражала действиям человека, чтобы овладеть подвешенной приманкой с помощью палки или ящика. Напротив, орангутан, поставив ящик на ящик (повторив действия человека), быстро и точно овладел плодом. Отрицательный результат гориллы можно, пожалуй, объяснить поразительно инфантильным отношением к действиям человека, а также сдержанностью в проявлении их ориентировочно-исследовательских реакций на новые компоненты ситуации (Schaller, 1968). Кёлер (Köhler, 1930), как и Йеркс (Yerkes, 1916), склонен отрицать влияние подражания на поведение шимпанзе в экспериментальных условиях. Эта позиция видных психологов кажется нам более чем странной. Так, Кёлер в своей известной монографии писал: «даже величайший скептик должен будет признать, что шимпанзе перенимают новые действия не только от своих сородичей, но даже от человека» (Köhler, 1930, с. 175). С другой стороны, без какой-либо логической связи с приведенным суждением в той же монографии можно прочитать следующее: «Животное должно проделать *трудную* работу для того, чтобы хоть что-нибудь по меньшей мере понять из образца, прежде чем может наступить подражание» (с. 173, курсив Кёлера, — *Л. Ф.*). В этой явной непоследовательности суждений можно заподозрить лишь то, что Кёлеру изо всех сил хотелось убедить себя и читателя, что в проблемных задачах, предложенных подросткам и взрослым шимпанзе, их поведение было *свободно от подражания*. Аргументов, которые опирались бы на эксперимент, в книге нет.

Исследованиями супругов Келлогов (Kellog, Kellog, 1933) и Н. Н. Ладыгиной-Котс (1935), т. е. вышедшими вслед на монографией Кёлера (Köhler, 1930), доказано, что с определенного возраста у шимпанзе подражательные действия представлены очень весомо и они успешно «копируют» в том числе и человеческие формы поведения. Разумеется, человеческими их можно назвать лишь условно, помня о способности антропоидов к обобщению. По наблюдениям Келлогов (Kellog, Kellog, 1933), трехлетний ребенок подражал более точно и диапазон подражательных действий у него значительно шире. Эти же авторы описали примеры «двустороннего подражания» между ребенком и детенышем шимпанзе. Сходные сведения можно обнаружить в работе Н. Н. Ладыгиной-Котс (1935). Хейс (Hayes, 1951), а также супруги Хейсы (Hayes, Hayes, 1951, 1952) наблюдали за развитием детеныша шимпанзе в возрасте от нескольких дней до трех лет. Отчетливые подража-

тельные действия у 16-месячной Вики касались в основном трудовых операций хозяйки дома. К двум годам подражательные действия участились и стали более точными. В нашей лаборатории мы имели возможность проследить за развитием семерых детенышей шимпанзе, родившихся от одного самца (Тарас) и трех самок (Гамма, Сильва, Чита). В течение первого года у них можно было лишь изредка обнаружить примитивные подражательные формы поведения. При дальнейшем развитии шести детенышей отчетливый пик подражания пришелся на возраст 2—2.5 лет (Фирсов, 1982).

В своей работе Хейсы (Hayes, Hayes, 1951) обнаружили существенное различие в скорости образования подражательного поведения у домашнего шимпанзе и у тех особей, которые находились в зоопарке. В сходной задаче первый решил ее после 1—2 показов, а зоопарковские — после 6—11 показов.

Сравнительно недавно поведение шимпанзе и в том числе подражательные его формы стали изучаться в природных условиях (Goodall, 1964, 1965; Schaller, 1968; Koortlandt, 1974; Bruwer, 1982). Обнаружено, что детеныши антропоидов довольно точно подражают действиям взрослых обезьян во время добывания пищи, осмотра незнакомых предметов, нападения на кого-либо из сородичей или врага. При этом детеныши используют палки, «губки», т. е. комки смятых листьев, камни. Вспомним, что, наблюдая в свое время за экспериментальным поведением подростков шимпанзе Розы и Рафаэля, И. П. Павлов не исключал, что побудительным мотивом к действию палкой может быть «подражательное раздражение» (Павлов, 1934в, с. 387).

Для экспериментального тестирования подражательных действий у шимпанзе Крауфорд и Спенс (Crawford, Spence, 1939) предложили специальный аппарат с двумя клетками — для «демонстратора» и «имитатора». На платформе между ними располагались сигнальные приспособления и кормушки. Авторы обнаружили, что в случае пищевого подкрепления подражание вырабатывалось быстрее и было точнее. К сожалению, предложенная методика не дает возможности тестировать отсроченное подражание, каким оно является по своей биологической природе. В нашей лабораторной практике мы смогли убедиться, что антропоиды в состоянии проявить подражание в очень точной форме через многие сутки после демонстрации ими определенного решения (Фирсов, 1960, 1963, 1977, 1982).

Л. Г. Воронин (1955) и Л. Б. Козаровицкий (1965) также изучали подражание у обезьян в условиях строгого эксперимента. Этими исследованиями были обнаружены важные факты адекватного реагирования особи-«имитатора» на положительные и тормозные сигналы до и после переделки их сигнального значения. Эти данные свидетельствуют в пользу большей пластичности подражательных реакций, что лишь подчеркивает биологическую важность подражательного механизма в организации общего поведения животных и человека.

На протяжении ряда лет нами проводились исследования подражательной деятельности на 12 шимпанзе разного возраста, 7 из которых родились в лаборатории. Одновременно изучение поведения низших обезьян (капуцины, павианы гамадрилы и анубисы, зеленые мартышки, гелады, макаки резусы и лапундры) показало, что их подражательный опыт не идет ни в какое сравнение с тем, что можно обнаружить у шимпанзе. Коренное различие диапазона подражания низших и человекообразных обезьян, видимо, состоит в относительной бедности манипуляционной активности первых. Наблюдая за экспериментальным поведением шимпанзе, именно о них И. П. Павлов сказал, что «на уровне развития обезьяны уже отчасти произошло то самое, что проявляется у нас и что роднит человека с обезьяной» (Павлов, 1933а, с. 68).

В процессе изучения подражания у шимпанзе нас в первую очередь интересовала его длительно-следовая форма при решении некоторых проблемных задач, а также дифференцирование последовательных или одновременно предъявляемых сигналов. При этом в подавляющем числе испытаний было обнаружено, что шимпанзе-«имитатор» с большой точностью воспроизводил деятельность особи-«демонстратора» спустя значительный срок (от нескольких часов до трех недель в наших тестах). Следует подчеркнуть, что во время «показа» шимпанзе-«имитатор» мог только видеть, как «демонстратор» овладевает приманкой (пища, игрушка, ключ от лаза), но сам такого поощрения не получал (Фирсов, 1960, 1963, 1982).

В настоящее время ничего определенного нельзя сказать о скорости образования подражательных реакций. Это — несомненно очень важная задача будущих исследований. Что же касается антропоидов, то наряду с диапазоном подражания поражает *скорость* установления иногда довольно сложных цепей двигательных актов, точно повторяющих действия демонстраторов. Ряд опытов и наблюдений убеждает, что весьма сложные подражательные действия могут быть репродуцированы антропоидом после 1—2 экспозиций.

Решающая роль подражания в формировании человеческого поведения, вероятно, проявляется с момента становления речи. Келлог (Kellog, 1968) справедливо считает, что для ее возникновения ребенок должен иметь, кроме нормально развитых слуха, мозга и голосовых связок, возможность постоянно слышать речь окружающих его людей. Эти условия позволяют ему начать первые попытки к звукоподражанию — гулению, переходящему в воспроизведение слогов и слов. В связи с этим следует считать справедливым мнение Дарвина (Darwin, 1871), что подражание сыграло значительную роль в процессе антропогенеза, способствуя древнейшему человеку выйти за пределы только филогенетической зависимости. Дарвин (Darwin, 1871) при этом полагал, что у общественных родоначальников человека *подражание* в сочетании с *рассудком* должны были играть исключительную роль в селекции оптимальных решений в их все более обогащающемся поведении.

Накапливаются сведения о критических периодах в приобретении навыков путем подражания. Они говорят об очевидном влиянии первично приобретенного опыта на процесс становления новых подражательных реакций, имеющих сходную функциональную природу. Речь идет о детях, проживших некоторое время в окружении только зверей (волки, леопарды, обезьяны) и затем возвращенных в человеческое общество (Singh, Zingg, 1942; Нестурх, 1946; Vallois, 1955). Все эти и другие сведения дали возможность Б. Ф. Поршневу (1955) высказать мнение, что прямостояние и прямохождение являются результатом не только длительного научения этому со стороны взрослых, но возникают также в результате *загрузки* рук ребенка всевозможными действиями.

Можно предположить, что критические периоды в проявлении подражания являются частным проявлением онтогенетического становления функциональных системы поведения животных и человека (Анохин, 1948, 1968; Орбели, 1949; Бер, 1950; Образцова, 1967). В трудах Дарвина (Darwin, 1881) имеются точные указания на зависимость подражательной деятельности от возраста. По данным Б. И. Хотина (1947б), А. Н. Промптова (1947), Л. Г. Воронина (1955, 1965) и др., имитационные реакции проявляются наиболее успешно только в определенном возрасте. Относительно шимпанзе имеются наблюдения у Йеркса (Yerkes, 1943) и Г. З. Рогинского (1948), говорящие в пользу возрастной зависимости подражания. По нашим наблюдениям и опытам, проведенным в лабораторных и полевых условиях, детеныши 1.5—2 лет способны воспроизвести довольно сложные структуры подражания. На детенышах шимпанзе, родившихся в Ленинградском зоопарке и в нашей лаборатории (всего 8 особей), установлено, что до 6-месячного возраста у них отмечаются лишь самые примитивные формы подражания (постукивание, приближение, издавание определенного голосового сигнала, взглядывание в определенном направлении). Быстрое увеличение подражательных актов, а также уточнение их, идущее параллельно с расширением диапазона общего поведения, были замечены в начале второго года жизни. При этом следует говорить также об индивидуальной характеристике каждой особи. Наши «рекордисты» подражания (Лада, Нева, Бой, Гамма, Лель) неизменно поражали наблюдателей высокой ориентировочно-исследовательской деятельностью, что может говорить в пользу тесной связи между этими функциями.

Физиологический анализ подражательной деятельности, к сожалению, все еще ограничен сбором и сопоставлением поведенческих феноменов и условий их проявления. Для выяснения нервных механизмов, разумеется, этого недостаточно. Вместе с тем неврологам уже давно известно, что после органических поражений головного мозга у человека возникает эхолалия и эхопраксия, т. е. типичные подражательные реакции (Darwin, 1871; Певзнер, 1968). Навязчивое следование отмечалось у собак после двустороннего разрушения у них лобных областей коры (Орбели, 1949; Шустин, 1959, 1965). Наиболее интенсивное замещение активных

форм поведения подражательными действиями обнаруживалось у детей также после поражения у них лобных областей (Певзнер, 1968). Н. А. Попов (1930) и К. Н. Кржышковский (1933) у птиц разного возраста отметили наличие примитивных форм подражания, тогда как выработать у них новые условные двигательные рефлексы не смогли. С другой стороны, стойкое нарушение имитационных условных рефлексов при полном сохранении обычных двигательных условных реакций после удаления переднего мозга у рыб (треска, сайда, пикша) обнаружено В. В. Герасимовым (1962). На основании имеющихся данных можно уже сказать, что подражательная деятельность регулируется как корковыми, так и подкорковыми механизмами. Как известно, Н. А. Рожанский (1957) связывал голосовое подражание у птиц и человека с мощным развитием у них стриарной системы, которая относительно слабее развита у человекообразных обезьян. Как можно сейчас представить, важнейшая роль, по-видимому тормозящая, принадлежит лобным долям головного мозга.

Длительно-следовое подражание на пяти шимпанзе в возрасте 2—11 лет изучалось по методике дифференцирования и последовательно одновременно предъявляемых условных сигналов, а также в условиях стимульно-преградной ситуации (Фирсов, 1972). Практически опыты заключались в том, что особь-«демонстратор» научалась дискриминировать условные сигналы или открывать так называемые проблемные ящики при пищевом подкреплении. Когда ее деятельность оказывалась полностью успешной, т. е. выполнялась без единой ошибки, на опыт бралась особь-«имитатор», которая находилась в смежной клетке или рядом с «демонстратором». В разных сериях опытов давалось небольшое количество показов, которые не приносили «имитатору» подкрепления, которое получал «демонстратор». Более того, в контрольных пробах, которые после отсрочки (часы, дни, недели) проводились на особи-«имитаторе», в первых двух-трех испытаниях она также не получала подкрепления, а затем подкрепление давалось в случайном порядке (вероятность — 25, 50, 75 %). Наши шимпанзе получили также задачу на переделку по подражанию сигнального значения пары раздражителей (плоские фигуры: круг и треугольник).

Полученные данные говорят в пользу высокого развития подражательной деятельности у шимпанзе 2—11 лет. Как было обнаружено, введение между небольшой серией показов деятельности обезьяны-«демонстратора» и испытательной пробой обезьяны-«имитатора» паузы в 21 сутки не нарушало подражательного поведения. Точное подражательное воспроизведение в подавляющем числе испытаний было обнаружено после 3-, 7- и 14-суточного перерыва. После 3-суточного перерыва (паузы) отмечены точная прямая и обратная переделка сигнальных значений одновременно предъявляемых раздражителей. Важные, как нам представляется, результаты получены относительно роли подражательного опыта на последующую выработку двигательных условных рефлексов. В табл. 10 приведены сводные усредненные данные, полученные

Таблица 10

Скорость стабилизации двучленного двигательного условного рефлекса у шимпанзе разного возраста

Обезьяны-«демонстраторы»		Обезьяны «имитаторы»		
Кличка	По методу проб и ошибок (количество сочетаний)	Кличка	По способу следового подражания (количество показов)	По методу проб и ошибок (количество сочетаний)
Лада	299	Роза	35	46
Нева	278	Бодо	25	43
		Рица	25	41

на 5 шимпанзе при выработке у них двучленного двигательного рефлекса. Задача состояла в открывании проблемного ящика с помощью последовательного нажатия на два разделенных в пространстве механизма.

Следовательно, непродолжительное пребывание шимпанзе-«имитатора» на демонстрационных экспериментах (в сумме 25—35 показов) является достаточным, чтобы подготовить всю систему поведения для более быстрого образования условнорефлекторной деятельности. В связи с этим заверения Кёлера (Köhler, 1930) об отсутствии влияния подражания на формирование поведения обследованных им шимпанзе представляются совершенно неубедительными. Наши опыты позволяют сделать противоположное заключение: подражательная и условнорефлекторная функции тесно связаны между собой, играя в процессе онтогенеза ведущую или соподчиненную роль (Фирсов, 1972, 1982).

Таким образом, перед наукой о поведении животных и человека стоит важная и, несмотря на усилия многих исследователей, слабо разработанная проблема. Она состоит в разгадке закономерностей ВНД отдельной особи и в сообществе ее с другими, а также самого сообщества как единой сложноорганизованной системы («сверхорганизм»). С этой точки зрения, мы рассматриваем сам механизм подражания как особую форму поведения или отражения действительности, где принцип «животное—окружающий мир» заменяется принципом «животное—другое животное—окружающий мир». Благодаря этому принципу мир случайных знаков и явлений, которыми в эксперименте руководствуется особь-«демонстратор», устанавливая на основании их систему ассоциаций, транспонируется в обобщенную систему натуральных раздражений, которыми являются *акты поведения*. Предельный лаконизм и биологическое содержание вида конкретного акта или актов поведения способствует высокой мотивированности поведения особи-«имитатора» либо — в случае отрицательной мотивации — развитию у нее устойчивого негативизма (Рожанский, 1957).

Наша концепция не согласуется с традиционным делением поведения на врожденные и условнорефлекторные формы, если рас-

сматривать онтогенез особи в среде себе подобных. В настоящее время стало совершенно ясно, что насильственное вычленение молодых животных из поведенческого ареала родителей несовместимо с попытками изучения их целостного поведения как представителей определенного вида. По мнению многих физиологов и этологов (Guernsey, 1928; Lorenz, 1937; Промптов, 1947; Кряжев, 1965; Tinbergen, 1969; Hind, 1975), работавших на птицах и млекопитающих, молодая особь может развиваться и проявлять свойственную ей высшую нервную деятельность только «в обстановке нормальной видовой традиции» (Промптов, 1947, с. 595). Вся система достоверных фактов о подражательной деятельности у животных позволяет оценивать эту форму поведения как важный биологический механизм преемственности поколений. Тесный контакт между молодыми особями и их взрослым окружением, которые в свою очередь несут в своей памяти и поведении традиции своих предшественников, обеспечивает выработку навыков, максимально отвечающих требованиям окружающей среды. Таким образом, кроме генетического наследования, отличающегося выраженным консерватизмом, следует говорить о подражательном наследовании поведения (Лобашев, 1961, 1963; Фирсов, 1972; Дубинин, 1976).

Принятие этого положения неминуемо требует признания, что в индивидуальной истории развития поведения наряду с механизмами безусловными и условными, о которых писали И. П. Павлов и его ученики, существует *третий* механизм, обеспечивающий формирование подражательных временных связей. Мы допускаем, что этот механизм опирается на образную память, также имеющую выраженные онтогенетические и филогенетические характеристики. В течение онтогенеза животных (нас особенно интересуют низшие и высшие обезьяны) их поведение регулируется безусловными подражательными и условнорефлекторными реакциями, которые имеют известную очередность функционального созревания, что в развитии особи каждого вида обеспечивает окончательную организацию целостного поведения.

ПРЕДМЕТНАЯ И ОРУДИЙНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПРИМАТОВ

Проблема использования животными разнообразных предметов получила первое философское обобщение в известном труде Ф. Энгельса «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 486—499). Несмотря на это, большинство исследователей, изучающих поведение животных в эволюционном аспекте, до сих пор продолжают довольствоваться отрывочными, логически не сочлененными фактами, количество которых стало заметно увеличиваться, по-видимому под влиянием палеонтологических находок Лики (Leakey, 1971) в Восточной Африке.

Судя по литературе, удельный вес тавтологических дискуссий явно превалирует над конструктивными подходами решения проблемы. Основной смысл ведущейся в настоящее время дискуссии состоит в том, чтобы неискушенному читателю показать непреодолимость пропасти, отделяющей *всех* животных от человека по их способности оперировать предметами внешней среды. К сожалению, за этой категоричностью нет никакой серьезной и тем более экспериментальной поддержки. Так, по мнению Н. Ю. Войтониса (1949), Виллъямс (Williams, 1978), К. Э. Фабри (1980) и других, все манипуляции животных и человека следует отнести к орудийной деятельности. Высказывается и противоположное мнение, на основании которого за всеми животными признается только так называемая предметная деятельность и лишь за человеком — орудийная с целенаправленным использованием предмета-посредника (Хрустов, 1976; Бунак, 1980). Нетрудно увидеть, что и эти авторы принципиально отделяют всю общность животных, в том числе и обезьян с их многообразной манипуляционной деятельностью, от человека.

Усилиями многих приматологов показано, что манипулирование разнообразными предметами внешней среды — предметная деятельность — является неотъемлемой чертой сложного поведения всех представителей отряда приматов. Разумеется, оно не может быть принципиально противопоставлено подобной деятельности других животных и является сложным биокомплексом поведения, включающим также безусловнорефлекторные компоненты (Промптов, 1956). Все это способствовало формулированию следующей задачи: найти основные закономерности поведения животных, использующих предметы как средство адаптации их в окружающем мире.

Гипотеза, сформулированная Л. А. Фирсовым (1972, 1977, 1982) на основании изучения поведения низших и высших обезьян разного возраста, заключается в том, что использование ими непищевых предметов отражает эволюционный уровень развития головного мозга и локомоторного аппарата, в основном передних (верхних) конечностей.

Как можно себе представить, основные линии использования природных предметов касались защиты от врага, нападения на жертву, полового поведения, разнообразных действий в процессе ориентировочно-исследовательской деятельности. Не исключаются и другие линии, но перечисление их сути гипотезы не меняет. Важно то, что одно из направлений приспособления животного в природной среде с какого-то этапа эволюции стало включать и использование непищевых предметов. Примеры: песчинки, закладываемые в отолитовый аппарат одним из видов ракообразных; всевозможный материал для постройки гнезда; различные предметы для сооружения токового места птицами-шалашниками; колючки кактуса, употребляемые галапагосским (дарвинским) вьюрком; кусочки водорослей, используемые некоторыми видами раков для маскировки. Это — неполный перечень

ритуального употребления животными различных природных материалов, без чего немыслимо их видоспецифическое поведение. Проявление его происходит по причинам, биологический механизм которых касается, с одной стороны, функции отдельного органа (отолитовый аппарат), с другой — охотничьего (пищевого) поведения, с третьей — полового поведения. Сложные стереотипы поведения бобров, возводящих плотины для подъема воды, касаются не только индивидуальных, но и стадных потребностей. Нельзя также забывать об использовании различных предметов детенышами хищных животных (Lorenz, 1937; Thorpe, 1963; Tinbergen, 1969). Однако их действия с предметами никоим образом не сходны с огромным разнообразием манипуляционных операций, которые имеются у низших и, в особенности, у высших обезьян.

Мысль, что животное, не исключая и человекообразных обезьян, могло бы оперировать предметом в качестве *орудия*, считается до сих пор еретической. Драматизм ситуации, однако, состоит в том, что общепринятого и достаточно убедительного определения термина «орудие» пока нет (Рогинский, 1948; Войтонис, 1949; Ладыгина-Котс, 1959; Нестурх, 1970; Кочеткова, 1973; Хрустов, 1976). Все это заметно снижает критический потенциал исследований, направленных на поиск эволюционных и онтогенетических закономерностей использования природных объектов для реализации сложных форм поведения.

За сравнительно небольшой срок работы И. П. Павлова и его сотрудников на шимпанзе Розе и Рафаэле в Колтушах были подмечены в их поведении такие черты, которые с полным основанием можно отнести к разряду видоспецифических. Вот одно из примечательных высказываний И. П. Павлова о манипулировании шимпанзе с предметами, которые «едой даже меньше занимаются, а больше, например, механическим воздействием на окружающую природу» (Павлов, 1933б, с. 260). При этом не ускользнули от его внимания ни свойственное шимпанзе проявление напряженного внимания к различным предметам, ни их способность воздействовать одним предметом на другой. Он пишет: «В помещении, где находились обезьяны, обрезали трубу и забили ее пробкой, так две обезьяны потратили три часа на то, чтобы эту пробку вытащить, и в конце концов достали гвоздь и гвоздем выковыряли эту пробку» (там же, с. 260). Следовательно, *цель* (пробка в трубе, которая не поддавалась рукам) привела в действие массу ассоциаций, которые позволили обезьяне вычленить из окружающей обстановки необходимую ей часть (гвоздь). Манипуляционная деятельность шимпанзе и других антропоидов, не сравнимая по широте диапазона операций и напряженности с таковой каких-либо других животных, отмечалась многими исследователями. Сразу как только И. П. Павлов начал изучать поведение шимпанзе, он тут же отметил: «первый факт, который чрезвычайно поражает, первый вывод, который я делаю из наблюдения за этими обезьянами, — это чрезвычайно высокое развитие у них исследовательского

рефлекса» (Павлов, 1933а, с. 68). Не менее важна и другая сторона их поведения, что «совершенно независимо от еды, обезьяны охвачены постоянным стремлением исследования» (там же, с. 69). На подростках и взрослых шимпанзе обнаружены более высокие и стабильные результаты правильного отсроченного выбора из множества, когда подкрепление было «игровым» и когда набор предметов менялся (Фирсов, 1962, 1972). При изучении средств взаимодействия у шимпанзе в групповом опыте одна из обезьян получала в виде подкрепления игрушку, что дало возможность выработать через 130—160 сочетаний цепной трехкомпонентный условный ответ пары шимпанзе (Счастный, Фирсов, 1961, 1965).

Обширный диапазон операций шимпанзе с различными предметами наблюдается в ареале или у обезьян, выведенных из лаборатории в природные условия (Köhler, 1930; Yerkes, 1943; Schaller, 1968; Lawick-Goodall, 1974; Фирсов, 1977, 1982). В книге Брюэр (Bruwer, 1982), вышедшей в русском переводе, описывается, как дикие или выпущенные в природу прирученные шимпанзе активно рылись в горячей золе, выискивая после пожара пропеченные стручки с вкусными семенами. В экспедиции 1984 г., проведенной в районе озера Комсомольское Ленинградской области, Л. А. Фирсов и сотрудники наблюдали, как подростки шимпанзе с помощью палок извлекали печеный картофель из костра.

Приведенные факты из жизни обезьян и других животных позволяют высказать мнение о полиморфности действий животных с предметами, что затрудняет применение к ним однозначного термина. При анализе поведения животных с использованием предметов, с одной стороны, имеются стереотипные моторные акты, способствующие удовлетворению пищевой или половой потребностей, с другой — уже изначально используется обширный ряд предметов с обобщением для дальнейшего применения одного из них в «ситуации преодоления». Эти уровни организации предметной деятельности животных, к сожалению, не различаются.

На протяжении многих лет предметная деятельность обезьян исследовалась в лабораториях Л. Г. Воронина (1977) и Л. А. Фирсова (1972, 1977, 1982). Для избегания возможной ошибки в тестировании предметных операций исследование проводилось у разных видов высших (шимпанзе, горилла, орангутан) и низших (7 видов) обезьян. Эксперименты проводились в лабораторных условиях (Колтуши), в зоопарках (Ленинград, Москва, Ростов н/Д, Пермь), а также в полевых условиях Псковской, Ленинградской областей и Абхазской АССР (урочище реки Западной Гумисты). Основной вывод, который был сделан экспериментаторами, кропотливо накапливавшими данные в течение 12 лет, сводится к тому, что антропоиды обладают способностью к целенаправленному манипулированию с предметами. В процессе этой деятельности они не только используют предмет как таковой или при необходимости изменяют его, но способны также сочленить несколько предметов в устойчивую конструкцию. Указанные

формы поведения, связанные с целенаправленным применением предметов, проявляются у шимпанзе не раньше двухлетнего возраста. Как считает Л. А. Фирсов (1977, 1982), филогенетический и онтогенетический методы в изучении предметной деятельности обезьян помогут избежать как механицизма, так и антропоморфизма при изучении и оценке этой важной формы поведения.

Одной из важных характеристик предметной деятельности обезьян следует считать наличный выбор предмета из множества, с которым в дальнейшем обезьяна производит манипуляции. В эксперименте на 18 шимпанзе разного возраста (1.5—15 лет) с выбором оптимального предмета из набора с 8—13 объектами установлено, что все они в первую очередь избирали наиболее длинный предмет (палка, рогатина), которым свободно дотягивались до приманки. При оценке выбора предмета из множества необходимо учитывать как возраст шимпанзе, так и возможный объем жизненного опыта, который сложился у обезьяны к моменту обследования. Сведения некоторых авторов, которые сообщают в своих работах о выработке навыков обращения с предметами у подростков и даже взрослых антропоидов, могут вызвать только удивление (Хильченко, 1950; Новоселова, 1965; Счастный, 1972).

У семи детенышей шимпанзе, родившихся в Колтушах (Институт физиологии им. И. П. Павлова АН СССР) и воспитывав шихся с матерями или в изоляции от взрослых особей с первого дня, использование предметов для игры начиналось в 2.5—3 мес. В возрасте 1 г. 8 мес некоторые из них начали применять различные предметы (палка, хворостина, стебель травы) для приближения к себе приманки. Эта стадия в становлении предметной деятельности шимпанзе наступает у детенышей независимо от того, видели ли они до того подобные операции у других особей или нет. Эти факты согласуются с онтогенетической кривой развития подражательной деятельности у обезьян (Рогинский, 1948; Кряжев, 1955; Фирсов, 1972). В первых испытаниях с предметами, которые можно было соединить, детеныши и подростки шимпанзе после обследования и игры с этими предметами изредка тянутся к приманке коротким предметом, но чаще пытаются их соприкоснуть в различных плоскостях. Первое правильное соединение коротких предметов в одно целое обычно обезьяной не оценивалось. В процессе продолжающихся манипуляций она разрушала конструкцию, но в дальнейшем довольно быстро могла повторить акт сочленения или как бы забыть на несколько недель. После двух-трех подобных соединений поведение детеныша (около 2.5 лет) менялось, составленная конструкци с успехом применялась для приближения приманки.

В некоторых источниках по экспериментальной приматологии можно прочесть, что шимпанзе, влекомый в основном в своем поведении посылками из кинестетического анализатора, не способен произвести необходимой коррекции с помощью зрительной информации (Вацуро, 1948, 1957; Хильченко, 1950; Новоселова, 1965; Счастный, 1972). Противоположные результаты получены

Л. А. Фирсовым (1962, 1972, 1975, 1982), Л. А. Фирсовым и соавторами (1979) при изучении у шимпанзе разного возраста отсроченных реакций, а также основных стратегий выбора из жесткого и переменного лабиринтов. Они нашли поддержку также при экспериментальном изучении предметной деятельности шимпанзе, которые в задачах на выбор оптимального объекта из множества или конструирование (соединение) лишь в редких случаях производили неадекватные действия.

При изучении поведения шимпанзе и маках резусов в полевых условиях Псковской области было обнаружено, что первые достаточно полно и на длительный срок запоминают различные свойства предметов. При этом шимпанзе обобщают не только содержание ситуаций, но также предметы и действия с ними, приведшие к успеху. Подобное явление в свое время было подмечено И. П. Павловым во время проведения «опыта с огнем» в Колтушах на шимпанзе Рафаэле. И. П. Павлов по поводу этого испытания отметил: «когда воды в кране не оказалось, он (Рафаэль, — *Л. Ф.*) взял бутылку с водой и вылил ее на пламя. Чего вам надо больше?» (Павлов, 1935, с. 17). Этот опыт был повторен Л. А. Фирсовым на шимпанзе Каролине для кинофильма «Думают ли животные?» (режиссер Ф. Соболев, «Киевнаучфильм», 1971 г.). В ряде испытаний Каролина четко выполнила всю серию действий, чтобы водой из кружки залить огонь в аппарате и получить вкусную приманку. В критической пробе в баке воды не было. Как только в аппарат положили апельсин и зажгли перед ним огонь, Каролина бросилась с кружкой к баку, несколько раз повернула кран и, убедившись в неуспехе своих действий, впала в тяжелую «истерику»: рвала на себе волосы, визжала и каталась по полу. Через несколько минут наступило успокоение, после чего обезьяна направилась в дальний угол вольера, взяла половую тряпку и подошла к аппарату. Одним броском Каролина накрыла тряпкой огонь, который тут же погас, и завладела апельсином, сопровождая эти действия эмоциональными звуками. На следующий день это же решение было повторено без малейшего намека на затруднение обезьяны в выборе средства тушения огня.

Из деятельности Рафаэля и Каролины в «опыте с огнем» видно, что изменение ритуальной цепи поведения включает механизм обобщения и отражающий пластичность ВНД антропоидов (Köhler, 1930; Павлов, 1935; Ладыгина-Котс, 1935, 1959; Yerkes, 1943; Фирсов, 1972, 1977, 1982). Важная сторона сказанного состоит в том, что в обоих случаях шимпанзе действовали «вооруженной рукой», применяя тот или иной предмет. В полевых условиях подростки шимпанзе в возрасте до 6 лет имели индивидуальные склонности в использовании предметов, как и в выборе самого предмета. Например, Сильва для добывания приманки из узких углублений выламывала из тонких веток кустарника несколько небольших палочек, а другие шимпанзе использовали для этого любые случайные предметы (палка, хворостина, стебель травы); Чита и Сильва для «ужения» муравьев тщательно подготавливали

очень тонкие окоренные палочки длиной с карандаш. Почему-то только Чита предпочитала иногда строить гнездо на вершине явно молодого деревца и для усиления постройки подтягивала с помощью палки ветки или даже полностью вершины соседних кустов. В лабораторных условиях Каролина делала палочки, отщепляя их с помощью зубов от края доски (Фирсов, 1977).

Из полевых наблюдений Лавик-Гудолл (Lawick-Goodall, 1974), Л. А. Фирсова (1977) и Брюэр (Bruwer, 1982) отчетливо видно, что практическая реализация идеи рычага была осуществлена уже ископаемыми антропоидами. Ныне живущие антропоиды — шимпанзе, горилла, орангутан — способны увеличить свои и без того значительные усилия с помощью любого продолговатого предмета по механизму рычага. Кроме этого Лавик-Гудолл (Lawick-Goodall, 1974) описала применение своеобразных губок, которые шимпанзе изготавливают из листьев дуба для добычи воды из глубоких расщепов в стволах деревьев. По наблюдениям Л. А. Фирсова и его сотрудников во время экспедиции 1984 г., подросток шимпанзе Чингис для питья воды с озера пользовался полыми трубочками камыша, в изобилии имевшимися на берегу.

В лабораторных и полевых условиях шимпанзе (и менее часто и ловко горилла и орангутан) охотно и достаточно прицельно бросаются различными предметами. Если этим предметом является увесистый камень, то легко оценить биологическое значение такого действия (Köhler, 1930; Ладыгина-Котс, 1935; Yerkes, 1943; Вацуро, 1948; Рогинский, 1948; Lawick-Goodall, 1974; Фирсов, 1977; Bruwer, 1982). В научной и чаще в научно-популярной приматологической литературе можно встретить сообщения о бросании в наблюдателя камней, палок и других предметов низшими обезьянами (павианы, макаки и др.), что является чистейшей фантазией.

Тбилисский приматолог А. И. Кац (1968) детально изучал метательный акт у шимпанзе и низших обезьян, специально дрессируя для этого последних. По его представлениям, эта форма поведения является важным приобретением антропоидов и их непосредственных преемников в процессе антропогенеза.

Рассматривая предметное поведение шимпанзе, т. е. в широком смысле пользование материалом природы в целях адаптации, нельзя не упомянуть об их способе прицельного перемещения по кронам деревьев. Этот способ используется всякий раз, если перемещение обезьян по почве чем-то затруднено или опасно. В соответствии с выбранным направлением и наличием подходящих деревьев обезьяны пользуются испытанными приемами, которые знакомы всем повзрослевшим шимпанзе. Во-первых, обезьяна взбирается по дереву на такую высоту, где под ее весом (30—60 кг) его вершина начинает податливо пружинить. Во-вторых, обезьяна отчетливо экстраполирует высоту дерева и траекторию его вершины относительно того дерева, которое стоит на пути передвижения. В-третьих, обезьяна делает отчетливый и нужной

силы толчок, чем вершина дерева приводится в движение в нужном направлении. После всего этого, в-четвертых, оценивая скорость склонения дерева, она ждет удобного момента для перехода на другое дерево либо медленно передвигается в сторону вершины и своим весом добивается увеличения наклона дерева. Оказавшись на другом дереве, шимпанзе снова повторяет все указанные операции.

Изложение этого материала невольно ассоциируется со знаменитым высказыванием К. Маркса о то, что «самый плохой архитектор от наилучшей пчелы с самого начала отличается тем, что, прежде чем строить ячейку из воска, он уже построил ее в своей голове» (Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 23, с. 189). В самом деле, есть ли у нас сейчас какие-нибудь основания считать, что в действиях, например, шимпанзе есть хотя бы ближайший *план*, ради которого они реализуются? Как нам представляется на основании многочисленной литературы о поведении антропоидов, можно с достаточной уверенностью положительно ответить на заданный вопрос. Для этого следует обратить должное внимание на те формы поведения шимпанзе (эксперимент в основном ведется на нем), которые не несут следов предварительной тренировки. В качестве предварительного доказательства позволим себе привести несколько примеров в основном из поведения шимпанзе в полевых условиях (Фирсов, 1977, 1982). *Пример первый.* В одном из опытов подросток шимпанзе Тарас не мог достать апельсин, положенный на столик, который был сооружен на воде в некотором отдалении от берега. Попытки достать плод с помощью палок успеха не принесли. Спустя некоторое время Тарас скрылся в зарослях и принес довольно длинное байдарочное весло. Длины его тоже оказалось недостаточно, и шимпанзе стал «наводить мост» между берегом и столиком: положив весло на воду, Тарас безуспешно пытался по нему пройти к приманке. Вскоре весло было вынуто и использовано в качестве игрушки. *Пример второй.* Группе шимпанзе была предложена задача достать куски фруктов из узкого углубления в почве. После всевозможных примитивных приемов достать рукой или ногой одна из обезьян (Сильва) выломала палочку из куста орешника, росшего в 11 м от углубления, и в первом же опыте добилась успеха. Важным элементом действий Сильвы следует считать то, что каждая из последующих палочек, которой оперировала обезьяна, была несколько длиннее и толще предыдущей. Каждый раз при этом Сильва отходила от ямки к кусту, чтобы выломать очередную палочку. *Пример третий.* Во время экспедиции 1973 г. шимпанзе Тарас получил задачу добыть приманку из проблемного ящика с удлиненной тягой от его дверки. Перепробовав различные приемы, чтобы использовать для решения длину своих конечностей, Тарас отправился к кусту, росшему в 17 м от аппарата, выломал довольно прочную и длинную хворостину и вернулся с нею к аппарату. Открыв при помощи тяги дверку ящика, шимпанзе всунул внутрь его дальний конец хво-

ростины и отпустил тягу. Дверка оказалась заклиненной. После всего этого Тарас спокойно подошел к аппарату и овладел лакомством. *Пример четвертый.* Подростки шимпанзе Лада и Нева, воспользовавшись ошибкой лаборантки, достали связку ключей, забытую ею на столе в 3 м от решетки вольера, и оказались на свободе. Этот случай был тщательно проанализирован и воспроизведен самими обезьянами при создании экспериментатором исходных условий. Основными этапами действий обезьян были следующие: 1) отбивание края столешницы от стола, который в вольере находился уже три года; 2) с помощью получившейся палки подтягивание занавеси и овладение ею; 3) набрасывание занавеси на стол с ключами и подтягивание их к вольеру; 4) открывание висячего замка и выход на свободу (привычная операция). Описанный прецедент имеет одно важное обстоятельство: разрушение обезьянами столешницы именно в тот момент, когда перед ними оказалась забытая связка ключей. Надо быть слишком предубежденным к психическим возможностям антропоидов, чтобы во всем описанном увидеть только простое совпадение. Далее, есть два важных момента в использовании занавеса: он бросался, как лассо, а когда накрывал связку, то подтягивался очень осторожно, чтобы с нее не соскальзывал. Все эти операции свидетельствовали о широком диапазоне навыков шимпанзе и обобщенном их использовании в конкретной ситуации. *Пример пятый.* Подросток шимпанзе Каролина, оказавшись возле прозрачного сосуда с узким горлом, на дне которого были кусочки яблока, попыталась извлекать их с помощью лучин, которые лежали возле сосуда. Безуспешность нескольких попыток заставила ее обкусать конец одной лучины. Когда он стал острым, Каролина быстро очистила сосуд от приманки. На следующий день задача была изменена: вместо лучин неподалеку от сосуда лежала небольшая доска. Как только в сосуд опустили кусочки яблока, Каролина быстро подошла к доске и с помощью зубов отщепила от ее края длинную лучину. Она сразу оказалась острой с одного конца. Минуя операцию «затачивания», Каролина опустила ее острием вниз и быстро доставала из сосуда лакомые кусочки.

В приведенных примерах, в которых описано поведение разных шимпанзе и в разных ситуациях, нетрудно видеть действия, в которых предполагается верный успех. Они начисто лишены «поведенческой дилеммы» с ее дихотомией и перебором вариантов. Эти акты точно развертывающейся поведенческой цепи, вероятно, отражают реализацию уже принятого окончательного решения, которое может сформироваться на основе как текущей деятельности, так и имеющегося у обезьяны жизненного опыта. С учетом многочисленных литературных данных в описанных формах поведения можно увидеть также эволюционный и возрастной потенциал ВНД испытуемых. Иными словами, приведенные и другие известные примеры должны направить внимание исследователей на изучение у низших и высших обезьян способности к активному оперированию следовым образом и планом (Фирсов, 1982).

Возвращаясь к высказыванию К. Маркса, можно в настоящее время с достаточной уверенностью сказать, что, подобно архитектору, антропоид способен в известной мере *предвидеть* результаты своих действий. Разумеется, в данном случае речь идет не о врожденных способностях поведения антропоида и человека, а также не о разных масштабах индивидуального опыта, теснейшим образом связанных у человека с мощными социальными влияниями, а о принципиальной стороне организации пластичных форм адаптации, эвристическом поведении ближайших соседей по отряду приматов (рис. 127).



Рис. 127. Орангутан Шах за составлением двух трубчатых предметов (Ростовский н/Д зоопарк, фото А. В. Яковлева).

Сравнительное исследование предметной деятельности у низших и высших обезьян разного возраста, родившихся в Колтушах, в Ленинградском, Московском, Ростовском н/Д зоопарках, а также в Институте экспериментальной патологии и терапии АМН СССР (г. Сухуми), позволило установить у них ряд новых закономерностей в обследовании и использовании предметов. Было обнаружено, что нескольких недель жизни достаточно, чтобы детеныши обезьян всех видов начали переключать свое внимание с узкого круга их жизненно важных интересов (сосок матери, волосяной покров, место для сна) на то, что, казалось бы, не имело отношения к их жизнеобеспечению. Прежде всего обследуется сама мать: ее руки, ноги, голова, рот, глаза, зубы. Все это детеныш тщательно обследует и становится первым возбудителем игры. Еще находясь на руках матери, детеныш далее начинает тянуться к полке, посуде, стене, решетке, остаткам пищи. Эта стадия кон-

такта детеныша с ближайшим его предметным миром практически ничем не отличает поведение таких представителей низших обезьян, как павианы, капуцины, мартышки, саймири, от поведения антропоидов (Yerkes, Yerkes, 1929; Ладыгина-Котс, 1935; Войтонис, 1949; Воронин, 1957, 1977; Фирсов, 1972, 1982) и даже ребенка (Касаткин, 1951; Кольцова, 1973).

Многие авторы, изучавшие поведение низших и высших обезьян, пришли к мысли, что среди них имеются праворукие, леворукие и бидекстры (Finch, 1941; Майоров, Фирсов, 1956). Другие авторы считали, что все человекообразные обезьяны — бидекстры (Sheferd, 1913; Leshley, 1917). Ф. П. Майоров и Л. А. Фирсов (1956, 1957), используя методику Финча, а также собственную методику с жестким лабиринтом, обнаружили, что время для выполнения тестовых операций оказалось значительно короче у ведущей руки.

При изложении материалов относительно латерализации руки (передней конечности) мы акцентируем внимание на преимущественном участии именно рук в процессе предметной деятельности. Такие показатели, как частота, скорость, точность действий и т. д., отчетливо выдвигают на первое место руки по сравнению с ногами. Все точные операции с предметом (доставание под зрительным контролем, отвинчивание, составление предметов, метание, действие ножницами и т. д.) осуществляются преимущественно ведущей рукой (Фирсов, 1982).

Все виды анализа предметной деятельности животных, которые можно встретить в зарубежных и отечественных работах, дают оценку лишь двигательной активности обезьян с использованием предметов в конкретной экспериментальной ситуации. Большей частью такое поведение описывается применительно к овладению удаленной приманкой (Köhler, 1930; Yerkes, 1943; Вацуро, 1948), устройству гнезда (Ладыгина-Котс, 1935, 1959), а также обследованию предмета (Войтонис, 1949). При этом характер цели, основные качества предмета, сам результат действий с предметом, к сожалению, оказались вне поля внимания исследователей. Имеется достаточно фактов о так называемой рисовательной деятельности обезьян, преждевременно осмеянной в научно-популярной литературе людьми, ничего общего не имеющими с приматологическими проблемами. Важность этих исследований показана в работе Морриса (Morris, 1962, 1967), в которой собран значительный материал об оперировании человекообразными обезьянами формой и цветом.

При изучении выбора предмета из множества было установлено, что шимпанзе до трехлетнего возраста с удивительным постоянством выбирали те предметы, которые имели округлую форму. Это в равной степени относилось как к плоским, так и объемным фигурам нейтральной окраски. Значительная маскировка округлых фигур предметами другой формы не нарушала общей картины выбора. В тестах на выбор предметов по цвету найдено, что шимпанзе в возрасте 2.5—11 лет избирали предметы по цвету

преимущественно правой части спектра. Эти факты были в дальнейшем использованы для подбора сигналов с целью тестирования образной памяти у шимпанзе и макак резусов (Кожевников, 1969; Фирсов, 1972).

Все изложенные здесь сведения относительно манипулирования обезьян различными предметами в лабораторных и полевых условиях были получены на изолированных обезьянах. Вместе с тем замечено, что проблемные задачи, которые ставились Л. А. Фирсовым и его сотрудниками перед группой обезьян, решались или не решались только доминирующими особями. Это поведение группы шимпанзе в полевых условиях хорошо представлено в кинофильме «Кто есть кто?» (режиссер А. Беленький, киностудия «Центрнаучфильм», 1981 г.) и легло в основу лабораторного эксперимента.

Работа проводилась на группе из 5 шимпанзе разного возраста (4—7 лет). Из них самка Эля (7 лет) являлась собственностью Ростовского н/Д зоопарка, а 4 подростка (Бой-2 — 7 лет 2 мес, Лель — 5 лет 4 мес, Чингис — 5 лет 1 мес, Малыш — 4 года 1 мес) родились в колтушской лаборатории. Следует напомнить, что все обезьяны по отдельности успешно оперировали предметами для приближения к себе удаленной приманки. Во время обычного кормления все обезьяны вели себя миролюбиво, а Малышу, как самому младшему, оказывался обычный патронаж.

Во время эксперимента в вольере оказывалась вся группа шимпанзе или ее часть. Каждой группе обезьян давался стандартный набор предметов, а на платформу возле вольера укладывалась приманка. Как видно из данных, приведенных в табл. 11, овладение наиболее оптимальным предметом для последующего использования в пищевой ситуации является свойством доминантной особи.

Таблица 11

Предметно-орудийная деятельность шимпанзе в группе

Состав группы шимпанзе	Число испытаний	Кто и сколько раз решал	Поведение других групп
Бой, Эля, Лель, Чингис, Малыш	10	Бой, 10	Интенсивная игра, наблюдают за Боем, Чингис пытался достать
Эля, Лель, Чингис, Малыш	16	Лель, 12, Чингис, 2, Эля, 2	Эля и Малыш играют с предметами вдали от платформы
Бой, Лель, Чингис, Малыш	9	Бой, 9	Другие играют вдали от платформы
Лель, Чингис, Малыш	28	Лель, 24, Чингис, 4	Малыш шумно играет на верхней полке

Пока нет достаточных экспериментальных доказательств, но, вероятно, способность антропоидов к предметно-орудийной деятельности находится в прямой зависимости от структурно-функ-

циональных особенностей их головного мозга, сенсорных систем (в первую очередь зрительной и кожно-кинестетической), а также анатомического строения руки. Прогрессивная линия морфологического развития мозга у шимпанзе и орангутана заключается в значительном увеличении нижнетеменной области, т. е. зоны праксиса. У антропоидов она в несколько раз больше даже по сравнению с низшими обезьянами. Сравнительно-морфологическое исследование нижнетеменной области коры мозга игрунки, мартышки, гиббона, шимпанзе и человека показало относительно небольшое различие площадей важнейших корковых зон у шимпанзе и человека. Так, площадь лобной зоны коры шимпанзе относительно всей поверхности плаща только вдвое меньше того, что имеется у человека (13.5 и 24.4 % соответственно); таково же соотношение у них площадей и нижнетеменной коры (3.3 и 7.7 % соответственно) (Шевченко, 1971). На основании тщательного изучения старых и новейших находок в Восточной Африке делается заключение, что в процессе антропогенеза имели место значительные перестройки в зрительной области коры. Площадь поля 19 у человека больше поля 17 (4.5 и 3.3 %), тогда как у обезьян эти же поля составляют соответственно 6.0 и 8.5 % у орангутана и 6.4 и 10.0 % у мартышки (Кочеткова, 1973).

Данные, полученные на шимпанзе под непосредственным руководством И. П. Павлова, а также более поздние, дают возможность по-новому оценить богатейший материал, скрупулезно собранный исследователями за последние 25 лет в Восточной Африке. Эти находки позволили предложить ряд схем эволюции ископаемых высших приматов (Якимов, 1964; Leakey, 1971; Урысон, 1972; Robinson, 1972; Кочеткова, 1973). Основные их положения заключаются в том, что в эпоху третичного и начала четвертичного периодов начался процесс дивергенции австралопитековых на парантропов и собственно австралопитеков. Плотоядные австралопитеки, будучи уже прямоходячими обезьянами, обладали разнообразной орудийной деятельностью. Предметы, с помощью которых она осуществлялась, т. е. *орудия*, по мнению В. П. Якимова (1964), должны рассматриваться как устойчивый и важный таксономический признак древнейших предшественников человека. На основании изучения новых археологических находок Нейпир (Napier, 1967) считает, что в ходе эволюции приматов древнейшие гоминиды все более усложняли методы использования природных объектов. Из 6 стадий орудийной деятельности, которые, по мнению автора, были у наиболее близких прародителей архантропа, не менее чем в 3 без труда обнаруживаются характерные формы поведения современных антропоидов. В предложенной классификации орудийной деятельности В. В. Бунака (1980), вероятно, наиболее важной является пятая ступень. Орудийная деятельность на этой ступени характеризуется изготовлением немногих стандартизованных орудий. Эта стандартизованность, которая, вероятно, отражает меру стереотипности поведения, по его мнению, указывает на повышенную прочность

двигательных навыков, сформированных в ряду поколений древнейших гоминид по механизму подражания. Вероятно, в процессе антропогенеза в глубинах миоцена или даже плиоцена качество стереотипности поведения у прегоминид и гоминид в какой-то мере могло компенсировать все нарастающую у них способность к пластичному регулированию поведения.

Многочисленные наблюдения и эксперименты, выполненные на большом числе видов обезьян зарубежными и отечественными исследователями, позволяют сделать заключение о качественно новом уровне предметной деятельности у антропоидов, т. е. *об орудийном* характере этого поведения. Обнаруженный уровень использования предметов отражает способность антропоидов к глубокому анализу связей между предметами, явлениями и результатами деятельности с предметами (Павлов, 1923; Орбели, 1949; Вацуро, 1957; Фирсов, 1977, 1982). В цепи ароморфозов, приводивших к все большему усложнению головного мозга, орудийная деятельность ископаемых антропоидов отражала свойственный им уровень обобщения элементов внешней среды. Новые формации мозга развивающихся приматов, ответственные за установление сложных временных связей типа довербальных понятий (Фирсов и др., 1974), давали возможность использовать различные природные объекты вне их частных признаков. С известным приближением можно сказать, что антропоид, как и человек (и тем более древнейший), способен применить любой предмет, в любой ситуации, предельно придерживаясь логики решения задачи. Разумеется, что эти процессы обобщения предметов и ситуаций были бы невозможны без большого объема памяти, что подтверждено экспериментально (Ладыгина-Котс, 1923, 1935; Tinklepaugh, 1928; Yerkes, 1943; Вацуро, 1948; Фирсов, 1972, 1982).

Синтезированные подобным образом факты дают возможность ретроспективно оценить пластичное, в значительной степени обобщенное использование природных объектов (камень, палка, кость, рог, зуб, лиана и т. д.) ископаемыми антропоидами. Возможность оценки потенциальных качеств предметов внешней среды создала реальную основу для возникновения животнообразных форм труда, о которых писал К. Маркс в «Капитале» (Маркс К., Энгельс Ф. Соч., 1960, т. 23, с. 189). Предлагаемые в настоящее время способы анализа предметно-орудийной деятельности животных могут создать конструктивную основу для плодотворной разработки теоретических положений Ф. Энгельса о процессе формирования трудовой деятельности в антропогенезе. В связи с этим представление Н. П. Дубинина (1977) о том, что животные предки человека придали процессу труда целенаправленный характер, вероятно, следует понимать таким образом, что *целенаправленность* в использовании окружающих предметов, как части среды, может иметь как тактическое, так и стратегическое значение.

Целенаправленность поведения с обобщенным использованием предметов внешней среды, с частичным их изменением и составле-

нием из них устойчивых конструкций является наиболее поздним эволюционным приобретением, систематически реализующимся у антропоидных обезьян (шимпанзе, горилла, орангутан). С определенного возраста подобные моторные операции являются также обязательной чертой поведения ребенка. В последующем на них основывается трудовая деятельность человека. Целенаправленность действий взрослого человека с предметами любой сложности, в той или иной мере сознательно актуализирующего предварительно созданный план с постоянной критической оценкой сделанного, присуща только человеку и является стратегией его трудовой деятельности.

Следовательно, качественно новое состояние предметной деятельности возникло в отряде приматов на уровне собственно австралопитеков и гомохабилиса (*Homo habilis*) еще в глубинах плиоцена, т. е. более 3 млн. лет назад. Эта новая ступень предметной деятельности — *орудийная деятельность* — обнаруживается также у ныне живущих антропоидов. Дальнейшее развитие ее происходило в процессе все большей социализации древнейшего человека, когда индивидуальная деятельность получила обширные обратные связи с коллективным контролем и популяционным объемом знаний. Выявление устойчивых правил организации предметной и орудийной деятельности у низших и высших обезьян имеет важное прикладное значение для поиска наиболее рациональных путей формирования трудовой деятельности человека на самых ранних стадиях развития его самосознания. Выявление этих правил будет способствовать более обстоятельному изучению путей эволюции материальной культуры приматов от предельно стандартных ее форм до современных сложнейших технических систем. Оно будет способствовать также тому, чтобы со всей серьезностью и оправданной озабоченностью обратить внимание на первые месяцы и годы индивидуальной практической деятельности ребенка, а также на основные тенденции развития его чувственного восприятия ближайшего мира вещей, максимально отражающих его социальную среду. Памятуя научные заветы выдающихся физиологов и медиков нашего отечества — И. М. Сеченова, Н. И. Пирогова, В. М. Бехтерева, Л. А. Орбели, мы должны быть максимально нацелены на разработку программ рациональной динамической занятости ребенка с первых дней его жизни.

Итак, на протяжении 3—5 млн. лет эволюции отряда приматов, а также в течение индивидуального развития особи в окружении взрослых членов популяции имеет место два качественно новых периода в использовании предметов окружающей среды. Первый период — проявление *орудийной деятельности*, присущей древним антропоидам; второй период — становление *тудовой деятельности*, прочно связанной с особенностями сложного комплекса социализации древнейших людей. Приведенные соображения дают основание привести важное высказывание

И. П. Павлова о том, что «человек несомненно двигался вперед не только благодаря слову, но и благодаря своим рукам» (Павлов, 1932, с. 260).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ КОММУНИКАЦИИ

Среди разнообразных форм коммуникации, выработанных в животном мире, голосовые реакции привлекали наиболее пристальное внимание. Первые публикации о голосовых проявлениях у обезьян были недвусмысленно антропоформичными, так как система голосовых реакций рассматривалась в аспекте «языка», принципиально не отличающегося от человеческого. Насколько эти заблуждения еще свойственны науке XX века, показывает монография Лилли, вышедшая у нас в 1965 г. в русском переводе (Lilli, 1965).

Отчетливое оживление изучения коммуникации у обезьян началось с описания их стадных форм поведения (Baldwin, 1911a; Zuckerman, 1932; Войтонос, 1949; Тих, 1950; Cianci, 1965). Важные наблюдения поведения обезьян были проведены также в природных условиях (Nissen, 1931; Wolfle, 1936; Carpenter. 1940; Schaller, 1968; Koortlandt, 1974; Lawick-Goodall, 1974). Тем не менее знания голосовой коммуникации у приматов еще неполны, а сформулированные закономерности противоречивы (Tembrock, 1959). Как и многие годы тому назад, наука находится на стадии собирания сведений о числе, сигнальном значении и механизмах возникновения голосовых реакций. Все другие коммуникационные проявления, кроме артифициальных жестикуляций, лишь предположительно перечисляются. В равной мере это касается мимики, позы, взгляда, расцветки и величины некоторых частей тела, ольфакторных сигналов и др. Именно поэтому основное внимание в данном разделе будет уделено голосовым и артифициальным жестикуляторным проявлениям.

Нет нужды доказывать важность исследований животных форм сигнализации, способствующих решению одной из сложнейших проблем антропосоциогенеза — происхождения языка. Можно только поддержать мнение антрополога В. В. Бунака (1951, 1980), что ближайший предок человека должен был обладать исключительными способностями к издаванию звуков. К этому следует добавить, что система звуковой коммуникации не обязательно должна пониматься как проявление только голосового аппарата. Наблюдения показывают, что гориллы, шимпанзе, павианы гамадрилы и др. обезьяны издают звуки ударами конечностей о собственное тело или разнообразные предметы.

Отвлекаясь от смыслового значения речи перволюдей, нетрудно представить, какую исключительную роль мог играть голосовой компонент ее как средство связи особей в различных условиях, исключающих видимость. Это свойство речи как древнейшего, так и современного человека сходно с тем, что́ эволюцией заложено

в природу голосовых проявлений обезьян и других животных. Сейчас еще нет достаточного основания проводить параллель между степенью эволюционной организации животного и его голосовыми проявлениями. Но настало время разделить тревогу В. А. Звегинцева (1968) о том, что «„языки“ животных обычно выступают хаотически сваленными в одну кучу. Это молчаливо предполагает, что они не могут иметь качественных различий между собой и при противопоставлении человеческому языку выступают как однородная масса» (с. 175). Молчаливое предположение — уже тенденция, интуитивное знание. Что же касается проблемы коммуникации, то предположения приобрели здесь право аксиомы, что́ сказывается отрицательным образом на развитии этой проблемы.

Переходя к конкретным вопросам проблемы коммуникации обезьян, следует отметить незначительную разработанность вопросов, относящихся к функции «голосового механизма» (побудительные причины его включения и блокирования, воздействия его на другие функциональные системы). В сущности эти вопросы составляют предмет физиологического исследования голосовых реакций обезьян как средства адаптации. Хорошо известно, что голосовой аккомпанемент не обязательно сопровождает ту или иную активность обезьян. Голосовые реакции могут возникать одновременно с определенными локомоторными актами, но не менее часто предваряют их или проявляются только в изолированном виде. Сопоставление характера раздражения (ситуации) с возникающим у обезьяны голосовым рефлексом выявило две особенности этой формы поведения. Во-первых, характер голосовой реакции стереотипен при повторных раздражениях в одной и той же обстановке. Во-вторых, все известные голосовые проявления обезьян можно разбить на небольшое количество групп.

Исходным основанием для такого деления можно считать врожденность голосовых реакций, возможность проявления их в полной мере у особей, выросших в изоляции от себе подобных (Yerkes, 1943; Тих, 1950; Воронин, 1957; Фирсов, Плотников, 1981). Это обстоятельство позволяет рассматривать сам голосовой рефлекс как компонент определенной безусловнорефлекторной системы, что согласуется с важными положениями павловской нейрофизиологии, получившими экспериментальное подтверждение в работах А. Б. Когана (1949), Н. А. Рожанского (1957), П. К. Анохина (1968) и др. Руководствуясь высказанными принципами, Л. А. Фирсов (1954, 1964, 1970) разделил голосовые реакции обезьян (шимпанзе, капуцинов) на пищевые, ориентировочные, защитные, агрессивные, контактные, половые, детские. Разумеется, последние имеют у каждого вида свои онтогенетические характеристики (Фирсов, Плотников, 1981). Не все группы голосовых рефлексов, обнаруженные у шимпанзе, имелись у капуцинов, и наоборот. Так, по-видимому, у капуцинов нет контактных звуков, которые у шимпанзе достигли исключительного развития. С другой стороны, у шимпанзе не обнаружены половые голосовые

реакции, о них ничего не пишут Ниссен (Nissen, 1931), Йеркс (Yerkes, 1943), Л. А. Фирсов (1964, 1970), Лавик-Гудолл (Lawick-Goodall, 1974) и др. У капуцинов же эти голосовые проявления очень ярки во время брачного периода. Нежное «щебетание», принимавшееся натуралистами за специальный прием для подманивания птиц, есть нечто другое, как половые голосовые реакции. Они отсутствуют у детенышей и подростков капуцинов.

Касаясь вопросов дискуссии о голосовых средствах общения у приматов, нельзя не упомянуть о попытках исследователей установить количество голосовых рефлексов для изучаемого вида обезьян (Yerkes, 1943; Тих, 1950). В них нетрудно уловить идею сопоставления уровня развития вокализации со степенью эволюционного развития вида, но никакие заключения по этому вопросу не могут считаться убедительными. Мы еще раз обращаем внимание на то, что в целях упрощения задачи излагается только одна сторона общирной коммуникативной системы обезьян, в которую входят еще мимические и жестикуляторные компоненты. Они могут проявляться как раздельно, так и комплексно, потенцируя свое воздействие в последнем случае. Если обезьян стимулировать их же голосовыми реакциями с магнитной записи, то почти всегда можно получить соответствующий им голосовой отклик, хотя и несколько ослабленный по сравнению с тем, что был на натуральное раздражение. Важно, что сигнальное значение некоторых голосовых рефлексов удалось проверить экспериментальным путем. Так, например, во время условного пищевого раздражения, кроме двигательного условного поведения (подход к рычагу и нажим на него), капуцины часто издают пищевую голосовую реакцию (вроде «ю-ю-ю»), а шимпанзе — звук «ах-ах». Напротив, при действии дифференцировочного сигнала возникали негативные голосовые реакции: у капуцинов — агрессивные или защитные, у шимпанзе — защитные. В случае использования в эксперименте игрового подкрепления шимпанзе, прежде чем начать обследование предмета, часто издавали ориентировочную голосовую реакцию (Фирсов, 1964, 1970; Мальцев, 1970; Гершуни, 1973).

В работе Н. В. Праздниковой и Л. А. Фирсова (1953) показано, что переделка сигнального значения одного из компонентов цепного пищевого раздражения вызывала отделение голосовой реакции от общей и локальной моторных реакций. В этом случае получалось некоторое отставание голосовой реакции от локомоторной. Консервативность голосового рефлекса, часто наблюдаемая у обезьян в разнообразных жизненных ситуациях в лабораторных и полевых условиях, получила подтверждение в физиологическом эксперименте.

Голосовые рефлексы обезьян (например, шимпанзе, гориллы, орангутана, капуцина и др.) отличаются выраженной «полисемантичностью». Капуцины издают ориентировочный звук как в типично ориентировочной ситуации, так и в обстановке, имеющей явно отрицательное значение (угроза, отлов и т. д.). Звук при этом изменяется только по силе (амплитуде). Звук «ах» шим-

панзе могут издавать при показе пищи или во время еды (наиболее частое событие), но также во время манипулирования с новой игрушкой или при контакте с человеком. Актуализацию одинакового голосового рефлекса у шимпанзе в пищевой, ориентировочной и контактной ситуации можно объяснить признаком «положительности» всех трех ситуаций и, возможно, более низким порогом возбуждения пищевой голосовой реакции.

В работах, касающихся голосовой коммуникации, обычно указывается на стереотипность проявления голосовых реакций, индуцируемых условиями ситуации. Вместе с тем врожденность определенного голосового рефлекса вовсе не означает, что он может быть вызван любым соответствующим его природе раздражением. Пища, например, вызывает специфический голосовой рефлекс только в том случае, если комплекс натурального раздражения будет соответствовать степени пищевого возбуждения (аппетита). Биологическая адекватность подобной зависимости голосового рефлекса от внешних сигналов и потребностей самого организма заключается в том, что он воспринимается всеми особями как наиболее адекватный сигнал.

Динамика голосовой реакции шимпанзе исследовалась Л. А. Фирсовым (1964, 1970) на модели образования натурального пищевого условного рефлекса. В опыте применялись виды пищи, неизвестные обезьяне и которые поэтому отвергались. Ежедневные опыты с такими отвергаемыми продуктами (томат, зеленый лук, вафли, сахар рафинад, огурец и др.) приводили к тому, что после игры и обследования обезьяна начинала их пробовать, а потом и есть. Кстати, при показе поедания этих продуктов обезьяной-«демонстратором» осваивание новой пищи идет во время первого сеанса, т. е. через 5—10 мин внимательного наблюдения. Примечательно, что вид и даже поедание нового продукта не вызывали у обезьян никаких голосовых проявлений. Лишь по мере того, как увеличивалась пищевая активность относительно нового продукта, стали проявляться очень тихие пищевые голосовые реакции. Затем наступал момент, когда отчетливые пищевые голосовые рефлексы возникали не только во время еды, но и при натуральных пищевых раздражениях. При этом можно было убедиться, что возникновение голосовой пищевой реакции значительно отставало от самого акта еды. С другой стороны, при регулярном включении одного и того же продукта в рацион обезьяны наступает отчетливое торможение (угасание) голосового рефлекса: сначала на натуральное условное пищевое раздражение, а затем и на безусловное (рис. 128).

Указанная зависимость порога голосовой реакции обезьян от ее мотивации является в высшей степени целесообразной, так как она ставит реагирование каждой особи в наиболее полное соответствие с потребностями всей микропопуляции. Автоматичность голосового рефлекса не наблюдается. В одном случае обезьяна может видеть пищу и даже ее поедать, не издавая при этом соответствующих голосовых реакций; в другом — при должном уровне

аппетита голосовая сигнализация реализуется уже только видом пищевого продукта. Вероятно, при этом следует думать, что *сила* голосового рефлекса может иметь особую биологическую значимость.

При изучении физиологических закономерностей голосовой коммуникации обезьян возникает вопрос относительно функциональной адресованности натурального голосового раздражения. Для этого у подростков шимпанзе определялся функциональный сдвиг содержания количества лейкоцитов и общего сахара в крови после голосового раздражения с помощью магнитофона. В опытах для такого раздражения применялись записи пищевых, агрессивных или ориентировочных голосовых реакций. На кривых

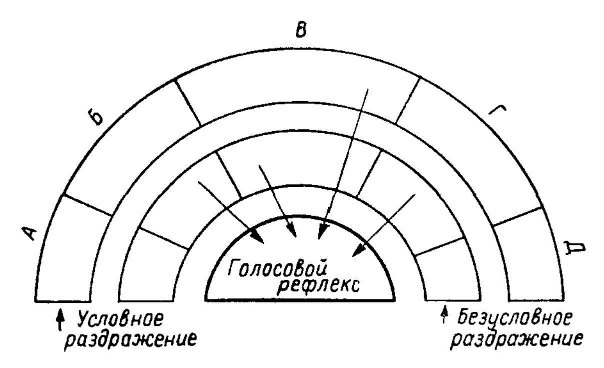


Рис. 128. Динамика пищевой голосовой активности у шимпанзе.

А — ориентировочно-пищевая фаза; *Б* — адаптация к новому виду пищи; *В* — максимальная пищевая возбудимость; *Г* — угасание аппетита; *Д* — торможение аппетита.

рис. 129 и 130 видно, что натощаковые уровни сахара крови и количества лейкоцитов в двух пробах колебались в очень малых пределах. Основные результаты этого исследования показывают, что каждое из натуральных голосовых раздражений отчетливо характеризуется изменением содержания лейкоцитов и сахара в крови, что отражалось как на времени, так и на величине отклонения от фона (Фирсов, 1964, 1970).

В приматологической литературе, относящейся к вопросам голосовой коммуникации, принято делить голосовые реакции на громкие (эмоциональные) и тихие (неэмоциональные) (Ладыгина-Котс, 1935; Тих, 1950). При этом совершенно спекулятивно предполагалось, что на заре возникновения человеческой речи в ее основание легли только тихие, неэмоциональные звуковые сигналы (Тих, 1950). Столь же безосновательно выводилось, что более интенсивные звучания должны сопровождаться и более значительными функциональными сдвигами. Некоторые отечественные приматологи, в частности Н. А. Тих (1950), утверждали, что эмоциональные звуки настолько фиксированы, что практически не могут быть отделены от врожденной их основы в виде условнорефлекторного компонента. Результаты многочисленных

наблюдений и экспериментов на павианах гамадрилах, капуцинах, шимпанзе, а также на собаках позволяют утверждать обратное (Шустин, 1949; Праздникова, Фирсов, 1953; Фирсов, 1954; Воронин, 1957). Факты, отраженные на рис. 129 и 130, также этого не подтвердили. Следовательно, кроме физических параметров, голосовые сигналы обезьян и, вероятно, других животных несут специально биологическую, точнее, экологическую информацию. Этот аспект исследований оказался исключительно продуктивным для познания общих механизмов коммуникации.

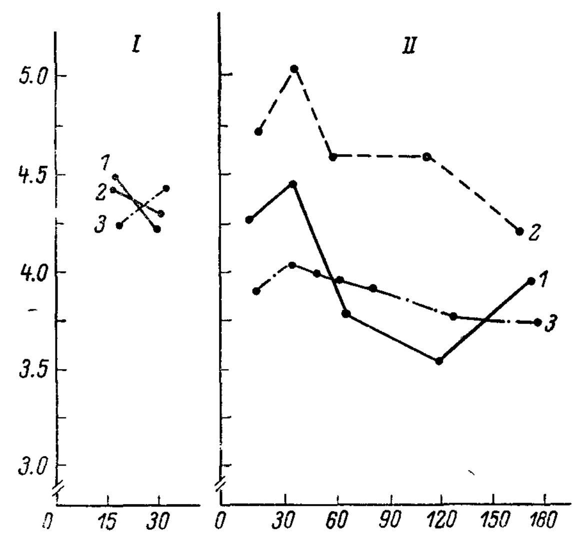


Рис. 129. Концентрация сахара в крови у шимпанзе натощак (*I*) и после раздражения голосовыми сигналами (*II*).

По оси ординат — концентрация сахара в крови, ммоль/л; *по оси абсцисс* — время взятия проб после раздражения, мин. *1* — пищевые, *2* — агрессивные, *3* — ориентировочные звуки.

В свете современных исследований средств активной сигнализации обезьян важное значение приобретают вопросы, касающиеся природы «органических звуков» или «жизненных шумов» (Ладыгина-Котс, 1935; Тих, 1950). Думать о том, что условная звуковая сигнализация, основанная на «жизненных шумах», является только лабораторным артефактом, было бы неправильно. Такие звуковые эффекты, как хлопанье в ладоши, чмоканье и пр., поощряемые персоналом, довольно скоро становятся условными не только для той обезьяны, которая произвела звук, но и для других, наблюдавших эту ситуацию. Предшественник древнейшего человека мог по этому механизму обогащать диапазон своих врожденных голосовых реакций. Именно то обстоятельство, что благоприобретаемые звуковые проявления легко усваивались по подражанию другими особями макропопуляции, увеличивало их экологическое значение. Дальнейший прогресс голосовой ком-

муникационной системы у приматов можно представить как синтез врожденных и сформированных (артифициальных) звуковых реакций. Удельный вес последних, в соответствии с экологическими особенностями вида, мог изменяться в любую сторону. Нас же могут интересовать только те преобразования нервной регуляции, которые привели к ощутимому увеличению сформированных звуковых реакций. В определенных условиях существования вида обезьян артифициальные сигналы могли оказаться более точными, чем врожденные, а биологическая их роль возрастала в связи

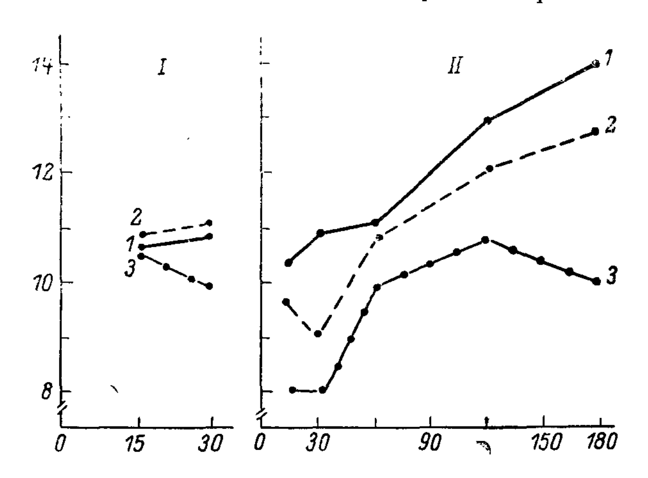


Рис. 130. Количество лейкоцитов в периферической крови у шимпанзе натощак (*I*) и после раздражения голосовыми сигналами (*II*).

По оси ординат — количество лейкоцитов в 1 мкл крови, тыс. *Остальные обозначения* те же, что и на рис. 129.

с приобщением к исходному навыку конкретной особи все большего числа членов популяции. В этих условиях хорошо сбалансированное сообщество обезьян могло постепенно расширять в своем поведении диапазон сформированных звуковых сигналов. При всем этом выработка условных голосовых реакций у обезьян представляет значительные методические трудности, связанные с лабильностью уровня мотивации. По данным Л. А. Фирсова (1964, 1970), скорость образования голосовых условных рефлексов у шимпанзе отличалась незначительной индивидуальной вариабельностью и мало зависела от характера подкрепления. На зрительные сигналы (цветные круги диаметром 15 см или постоянный и пульсирующий свет) прочная выработка голосовых условных рефлексов была получена через 32—77 сочетаний, а дифференцировка — через 41—94 применения сигнала без подкрепления.

Последние 10 лет ознаменовались интенсивным исследованием активной сигнализации обезьян об их потребностях. Первые работы, выполненные киевскими психологами Л. И. Улановой (1950) и Л. Я. Поляк (1953) и повторенные с небольшим методологиче-

ским изменением А. И. Счастным (1972), не были замечены. Приоритетность идеи и первая ее разработка указанными авторами, к сожалению, не отмечаются не только зарубежными, но и подавляющим большинством отечественных ученых. Вместе с тем Л. И. Уланова на макаках резусах, а Л. Я. Поляк на шимпанзе успешно применили «азбуку» глухонемых для оценки частных сторон пищевой потребности обезьян. В своей работе А. И. Счастный пошел несколько дальше. Заменив жесты глухонемых на жетоны разной конфигурации, он смог установить дифференцированное отношение шимпанзе к пищевой и игровой приманкам. Эта же методика была использована А. И. Счастным и Л. А. Фирсовым (1961, 1965) в групповом эксперименте на шимпанзе с моделью трехчленного условного рефлекса при разных видах (пищевое, игровое) подкрепления у испытуемых. Выполненная работа дала возможность оценить роль мотивации обезьян в организации сложного поведения с взаимным подкреплением.

Серия работ, выполненных зарубежными исследователями, преследовала ту же идею — показать способность шимпанзе, гориллы и орангутана к активной сигнализации о своих потребностях. Так, супруги Гарднеры (Gardner, Gardner, 1971) и Премаки (Premack, Premack, 1972), Футс (Fouts, 1973), Румбо (Rumbaugh. 1974) и Паттерсон (Patterson, 1978) на детенышах и подростках шимпанзе и горилл в достаточно убедительной форме показали, что эти антропоиды могут сигнализировать о своих потребностях, а также понять определенный сигнал экспериментатора. Важным достижением этих исследований является то, что обученными жестами шимпанзе могли пользоваться между собой, а новички по механизму подражения воспринимали их у обученных и в дальнейшем с успехом ими пользовались.

Как и следовало ожидать, излишнее увеличение сенсационной стороной дела — это можно видеть, например, и по книге американского журналиста Линдена (Linden, 1981) — сменилось спокойным и конструктивным рассмотрением проблемы. Не обошлось при этом без резкой и, может быть, излишней критики. Насколько мнения об одном и том же материале могут различаться, легко проследить по предисловию (написано канд. биол. наук Е. Н. Пановым) и послесловию (написано докт. филол. наук Б. В. Якушиным) к книге Линдена «Обезьяны, человек и язык». Нам представляется, что типичной ошибкой многих зарубежных и отечественных энтузиастов изучения «языка» обезьян является желание в знаковой системе антропоидов увидеть присущие человеку закономерности языка и речи. Дальнейшее накопление фактического материала не только на высших, но и на низших обезьянах несомненно будет способствовать тому, чтобы увидеть как общие, так и отличительные стороны в системах отражения действительности человеком и антропоидами.

Физиологический эксперимент, направленный на изучение функции обобщения у обезьян и других животных, является в известной степени связующим звеном между классическим и новым

направлениями в исследовании психических функций, мозга. Исходная его схема близка к классической, так как у животных вырабатывается дискриминация одновременно предъявляемой пары зрительных сигналов. Отличается же она тем, что испытуемое животное имеет дело не со стабильным набором раздражителей, а лишь с объединенными каким-либо общим признаком. Это дает возможность проверить способность животного определенного вида или возраста устанавливать адекватные временные связи в ответ на сигналы целого класса (по величине, количеству, форме и т. д.). Результаты, полученные в таком синтетическом опыте, позволяют, с одной стороны, видеть роль механизма условного рефлекса, а с другой — обнаружить способность к переносу первичного научения для формирования у испытуемого обобщения с отвлечением от конкретных признаков сигнала. Лабильность этих отношений достаточно высока и способна характеризовать важные стороны ВНД.

Такой подход к пониманию научения дает возможность различать первичные и вторичные процессы (Фирсов, 1974; Суворов, Фирсов, 1975). Если первичные процессы отражают способность головного мозга формировать относительно жесткие временные связи в ответ на условные сигналы, то вторичные, возникающие одновременно с первыми и отражающие степень эволюционного и онтогенетического развития головного мозга, обеспечивают организацию различного уровня обобщения (абстрагирования), вплоть до словесной символизации у человека (Лурия, 1962, 1965; Бехтерева, 1974). Представление о первичных и вторичных процессах научения и многоэтажности функциональной структуры последних, вероятно, может создать основу для физиологического изучения феномена, именуемого интеллектом. Более того, это представление указывает на ближайший ряд компонентов — краткосрочная и долгосрочная память, функция обобщения, лабильность переключения, целенаправленное использование элементов внешней среды и др., которые должны быть пристально проанализированы для понимания их роли в иерархии интеллектуальной деятельности.

Новейшие факты, полученные при изучении знакового языка у антропоидов, вселяют надежду, что дальнейшее изучение у них функции обобщения откроет новые, принципиально важные аспекты, способствующие выяснению процессов эволюции нервных механизмов временной связи и функционального усложнения ее, вплоть до актов сознания человека. Не вызывает сомнения, что этот интеграл функций должен быть досконально изучен в онто- и филогенетическом аспектах. Обобщение (абстракция), являющееся результатом чувственного опыта животного, содержит в себе обширную информацию об истории процесса, куда входят оценка ситуации, решение, реализация его, результаты комбинирования нескольких старых навыков для нового решения и т. д. Это обстоятельство позволяет рассматривать феномен обобщения как функциональный блок систематизированной ин-

формации о предметах, явлениях, отношениях, действиях, тождествах и т. д., хранящейся в аппаратах памяти. Вероятно, селективное использование информации этих блоков составляет реальную основу для формирования эвристических (инсайт, перенос, экстраполяция и пр.) решений, представляющих собой пластичное поведение животных и человека (Yerkes, 1943; Вацуро, 1948; Рогинский, 1948; Крушинский, 1977).

Сложные формы обобщения, которые в эксперименте обнаруживаются у антропоидов и некоторых видов низших обезьян, можно рассматривать как «промежуточный этап», о котором писал Л. А. Орбели (1949). Вероятно, на этом этапе далекие предшественники ныне живущих обезьян могли по-иному, чем другие млекопитающие, отражать предметы и явления. Сейчас можно перейти от осторожных догадок к обоснованному предположению о том, что сложные обобщения способствовали не только более экономичному формированию временных связей, но на их основе у древних приматов формировался знаковый язык.

Теоретический анализ фактов, полученных на протяжении последних 40 лет по методике «выбора на образец» (Ладыгина-Котс, 1923, 1935), с использованием теста Конорского (Konorski, 1960), по методике «переменного лабиринта» (Фирсов, 1975), равно как и материалов о закономерностях становления голосовой коммуникации у низших и высших обезьян (Фирсов, Плотников, 1981), позволяет оценить все формы адаптивного поведения животных и человека как присущий им язык (Фирсов, 1982, 1983). В процессе длительной эволюции структуры и функций головного мозга в цепи «промежуточных этапов» (Орбели, 1949) возникали частные, специализированные формы языка как результат деятельности механизма, рапортирующего о состоянии и потребностях биологической системы, а также об отношении ее к другим системам. Это существенное обстоятельство делает нелогичным и поиск принципиальных различий в формальной стороне голосовых проявлений животных и человека. Генетическая готовность к научению одного или нескольких специализированных человеческих языков, а также речевой аппарат сформировались в процессе длительного развития человека от его общего корня с ископаемыми и ныне живущими антропоидами. Как показывают новые палеонтологические исследования, этот этап развития гоминид неразрывно связан с развитием орудийной деятельности и отчетливым перерастанием врожденных стадных форм поведения в преимущественно социальные с более лабильным отношением между членами сообщества (Dart, 1957; Семенов, 1964).

В работах Л. А. Фирсова и его сотрудников (Фирсов и др., 1974; Фирсов, 1982) было предложено деление языков на первичные и вторичные. К *первичным* языкам отнесены все формы адаптивного поведения животных и человека, изменения формы, величины и цвета определенных частей организма, изменения перьевого и шерстного покровов, а также врожденные коммуникативные (голосовые, мимические, позные, жестикуляторные

и др.) сигналы. Данные, касающиеся исследований функции обобщения у обезьян и других животных, а также новейшие сведения относительно знаковой системы у обезьян (макаки, шимпанзе, гориллы) дают возможность различать во *вторичных* языках стадию «А» (довербальные понятия) и стадию «Б» (вербальные понятия). Последние, как правило, актуализируются с помощью речевого аппарата. Таким образом, первичный язык соответствует первой сигнальной системе по И. П. Павлову, а стадия «А» вторичного языка — «промежуточному этапу» по Л. А. Орбели (табл. 12).

Таким образом, учение И. П. Павлова о ВНД открывает новые обширные горизонты для дальнейшего исследования функций нервной системы в процессе адаптации животных и человека к окружающей их среде. Эволюционный аспект в изучении поведения животных таит в себе неисчерпаемые возможности не только для создания картины прошлого, но — что существенней — поможет в решении основных проблем психической деятельности человека: интеллекта, языка, мышления и сознания. Важнейшая задача современной биологической науки, изучающей поведение, состоит в творческом дополнении доктрины об эволюционной преемственности нервной регуляции поведения представлением Л. А. Орбели о наличии «промежуточных этапов» между основными сигнальными системами отражения действительности. С большой долей уверенности можно сказать, что оно будет способствовать решению многих противоречий, закономерно накопившихся за годы изучения ВНД. Такой подход к проблеме сигнальных систем поможет дать конструктивный ответ на вопрос, чтó есть биологически общего между человеком и его ближайшими соседями по отряду приматов и что качественно определяет человеческое в человеке.

Таблица 12

Классификация языков (уровни отражения)

И. П. Павлов (1926)	Л. А. Орбели (1949)	Л. А. Фирсов (1974)	
I сигнальная система	I сигнальная система	Допонятийный уровень	Первичный язык
	«Промежуточный этап»	Стадия «А»: довербальные понятия	Вторичный язык
II сигнальная система	II сигнальная система	Стадия «Б»: вербальные понятия	То же

Следует сразу оговориться, что многочисленные интуитивные построения, надежно прижившиеся на страницах научной печати, для такого соизмерения не подходят.

НАДОРГАНИЗМЕННЫЕ ФОРМЫ АДАПТАЦИИ ОБЕЗЬЯН

Исследования поведения группы обезьян в однозначной экспериментальной ситуации для выяснения закономерностей их видового поведения начались в начале 40-х годов. В опытах А. О. Долина и С. А. Палатник (1935), Вольфе (Wolfe, 1936), Коулза (Cowles, 1937), Крауфорда (Crawford, 1937), П. В. Симонова (1970), В. М. Кения (1974а, 1974б), Л. А. Фирсова (1977, 1982) и др., поставленных на низших и высших обезьянах, была установлена отчетливая зависимость поведения особи от ее партнера или от состава экспериментальной группы. Этот факт по своему содержанию оказался столь емким, что привел в действие значительные исследовательские силы, идеи которых оформились в так называемую социобиологию (Wilson, 1972). Разумеется, о термине можно спорить, но для содержательной дискуссии следует выйти за рамки традиционного понимания поведения животных и человека.

Большая работа, проводимая в многочисленных лабораториях в Советском Союзе, а также за рубежом, не может не убедить каждого, что поведение отдельно взятой особи — это некий генетический сколок той деятельности, которая эволюцией подготовлена к ее *сосуществованию* в сообществе. Разумеется, под словом «сообщество» понимается не только ближайшее окружение особи в микропопуляции себе подобных, но также другие пласты животного окружения, формирующие конкретные биоценозы.

Сравнительно-физиологический анализ группового поведения низших и высших обезьян важен для решения широкого круга вопросов о становлении форм организации взаимодействия членов сообществ перволюдей. Без генетически направленных процессов взаимодействия они, как и другие животные, не могли бы выжить. Если избежать крайностей в понимании основных движущих сил взаимодействия животных и не акцентировать внимания на роли межиндивидуальной конкуренции Крука (Crook, 1966), то кооперацию можно рассматривать как тип зоосоциального поведения, наиболее присущий приматам. Под истинной кооперацией у приматов понимается объединение действий двух или более особей для выполнения какой-то операции, направленной на достижение совместного результата. Отчетливый феномен кооперации пока не имеет единого научного определения. Юнг (Young, 1934), например, отрицал инстинкт взаимодействия, считая, что эта форма поведения появляется при постепенном развитии зоосоциальной жизни. В работе Крука (Croock, 1966), содержащей обстоятельный обзор по кооперации у приматов, недвусмысленно указывается на то, что наличие цели в кооперативном поведении обезьян вызывает недоверие у биологов; выполнение действий столь высокой степени сложности они считают проблематичным. Не исключено, что такое мнение могло появиться под влиянием

многочисленных примеров так называемой кооперации животных, где имелось только совместное поведение особей на общие для всей группы стимулы.

Процессуальная сторона взаимного поведения обезьян в группе — пока единственное, что открыто для экспериментатора. Здесь возникает проблема согласованности и рассогласования индивидуальных действий, т. е. координирование усилий каждой особи в общей деятельности группы для достижения результата (подкрепления). Физиологическое изучение процессов взаимодействия обезьян в групповом опыте впервые было начато А. О. Долиным и С. А. Палатник (1935) в павловском физиологическом отделе Сухумской биостанции. Дальнейшая разработка этой проблемы осуществлялась А. И. Счастным, Л. А. Фирсовым (1961, 1965) и Л. А. Фирсовым (1977, 1982) на шимпанзе, а В. М. Кения — на макаках резусах (1974а, 1974б). Эксперименты зарубежных ученых проводились в рамках психологического направления бихевиоризма с откровенно антропоморфическим отношением к изучаемой форме поведения обезьян (Crawford, 1937, 1941; Wolfle, Wolfle, 1939). Не касаясь пока подробного анализа этих и сходных с ними работ, следует отметить те аспекты физиологического изучения взаимодействия у обезьян, которые относятся к методологическим вопросам изучения данного вида поведения. Это важно сделать в силу имеющихся трудностей в самом определении понятия кооперации.

В противоположность методике Крауфорда (Crawford, 1937), где пара шимпанзе, синхронно выполняя одинаковые операции, одновременно достигала пищевого поощрения, способ супругов Вольфле (Wolfle, Wolfle, 1939) изначально предполагает поочередное подкрепление. В таком опыте происходит своеобразное разделение действий обезьян: одна из них воздействует на механизм экспериментальной установки, а другая получает пищевое подкрепление. Для трактовки результатов этих двух главных подходов к исследованию взаимодействия авторы вкладывают разное содержание в понятие кооперации.Так, Крауфорд (Crawford, 1937) писал о сотрудничестве у молодых шимпанзе, когда они в процессе решения задачи выполняли одинаковые действия. Нетрудно видеть, что в данном случае совместный эффект есть простая сумма индивидуальных активностей обезьян. В отличие от него, супруги Вольфле (Wolfle, Wolfle, 1939), а также В. М. Кения (1974а) эффект взаимодействия усматривают уже в самом факте совместного поведения. Эти авторы в контрольных испытаниях обнаружили, что взаимодействие у обезьян носит автоматизированный характер. Как было обнаружено, обезьяны воздействовали на рычаги не только при отсутствии пищи в кормушке партнера, но даже в случае отсутствия самого партнера. На этом основании упомянутыми авторами был сделан вывод, что у низших обезьян сотрудничество отсутствует.

А. О. Долин и С. А. Палатник (1935) при изучении группового поведения у низших обезьян задались вопросом — как образова-

ние простых и сложных двигательных навыков у отдельных особей зависит от состава группы. По-видимому, авторы изначально исходили из посылки, что сам факт взаимодействия и сотрудничества у обезьян очевиден и следовало его лишь проанализировать. Взаимодействие шимпанзе в опытах с обменом предметами и пищей показано в работах А. И. Счастного и Л. А. Фирсова (1961, 1965). В них изучались некоторые детерминанты взаимосвязанного поведения шимпанзе, у которых в течение опыта изменяли мотивационную установку по отношению к пище или игрушке (новому предмету).

Экспериментальные работы, выполненные авторами в разное время и на разных видах обезьян, трактуют проблему со столь различных точек зрения, что пока не представляется возможным составить приемлемого впечатления, не говоря уже о решении всей проблемы. За фактами эксперимента скрыто еще немало глубинных, эволюционно сформированных механизмов регулирования группового (надорганизменного) поведения. Предстоит выяснить основные детерминанты функционального взаимодействия особей в группе: понять, как межиндивидуальное поведение складывается из индивидуальных компонентов; каковы физиологические механизмы взаимного поведения, наблюдаемые пока только на уровне известных феноменов. Все это — задачи ближайшего будущего, которые будут способствовать решению проблемы группового поведения, имеющей важное фундаментальное и прикладное значение.

Физиологические закономерности кооперативного поведения высших (шимпанзе) и низших (макаки резусы) обезьян изучались Л. А. Фирсовым и его сотрудниками в полевых условиях (Фирсов, 1977, 1982; Фирсов и др., 1979). Сходство методических условий, к которому стремились экспериментаторы, позволило конкретизировать некоторые задачи исследования: они относились к влиянию иерархической структуры, уровню пищевой мотивации, процессам внутреннего торможения. Программой исследования группового поведения обезьян предусматривалось наблюдение за такими сторонами их жизнедеятельности, как доминирование, соперничество за источники пищи, агрессивность, сексуальное поведение, подражательная деятельность и т. д.

Наблюдения, сделанные в лабораторных колониях обезьян и в особенности в природных условиях, показывают, что группы низших обезьян (павианы, макаки, мартышки) и шимпанзе могут оказывать существенное сопротивление как хищным животным, так и одному из членов обезьяньей популяции (Yerkes, 1943; Hall, De Vore, 1965; Sonthwick et al., 1965; Lawick-Goodall, 1974; Фирсов, 1977). На основе также полевых исследований установлено особое отношение членов сообщества к самкам и их детенышам много недель спустя после родов. В противоположность самцам лангуров самцы антропоидов (шимпанзе, горилл) проявляют такое же предупредительное отношение к чужим детенышам, как и самки (Jay, 1965; Schaller, 1968; Lawick-Goodall, Фирсов, 1977).

Подобный тип поведения Роуэлл (Rowell, 1974) связывает с подкреплением у обезьян материнского инстинкта.

Разнообразные совместные действия обезьян в природных условиях с использованием природных предметов (камни, палки) наблюдались многими исследователями. Так, группы ревунов бросали палки в наблюдателя (Carpenter, 1964); действуя сообща, шимпанзе бросали камни и замахивались палками на чучело леопарда, злейшего врага обезьян (Koortlandt, Koij, 1963); шимпанзе бросали палки и другие предметы, а также плескались водой в аквалангиста, всплывшего на виду у обезьян недалеко от берега озера (Фирсов, 1977). В целом такое поведение, вероятно, нельзя назвать кооперативным, так как по своей сути оно представляет лишь сумму индивидуальных ответов на общий стимул. Вместе с тем здесь налицо «эффект группы» (Chauvin, 1972), поведенческий отклик, которые можно рассматривать как начальную стадию кооперации, имеющуюся и у других животных. В филогенетическом аспекте становление группового поведения (охота, агрессия, спаривание, совместное пищедобывание, контроль за агрессивностью и пр.) связано с кооперацией только в том смысле, когда она интегрирует действия членов микропопуляции способом, имеющим ясное биологическое значение для выживания особи и группы (Crook, 1966). В этом смысле, вероятно, нельзя считать правильным мнение Ниссена (Nissen, 1931), что в условиях естественного обитания у обезьян кооперативное поведение не наблюдается. Это скорей отражение частных условий проведенной полевой работы. Можно предположить, что у обезьян не всегда имеется мотивация для кооперативных операций, хотя многие морфофункциональные предпосылки для этого уже налицо. Нельзя не учитывать и того обстоятельства, что в лабораторных условиях в строгом смысле кооперативное поведение, например у шимпанзе, обнаруживается часто.

Советским физиологам принадлежит приоритет специально поставленных экспериментов по изучению поведения обезьян в группе. А. О. Долин и С. А. Палатник (1935), проводившие свои опыты на павианах гамадрилах, на два года опередили исследования американского психолога Крауфорда (Crawford, 1937), экспериментировавшего на шимпанзе. При изучении проблемы группового поведения указанные авторы делали акценты на разных ее сторонах. А. О. Долин и С. А. Палатник, анализируя полученные факты, не прибегли к понятию «иерархия» и все свели к тому или иному изменению уровня двигательной активности. Исходя из собственного методического замысла — предъявление группе обезьян многокамерной кормушки, крышки которой одновременно открывались общим рычагом, авторы пытались установить роль каждой из особей в открывании кормушек. Они также описали процесс образования и упрочения простых и сложных навыков у каждой из особей в зависимости от состава группы. Важной стороной их исследования следует считать факты о наличии в самом поведении обезьян стимулирующих или тормозящих стиму-

лов. Что касается самой методики исследования, то, по-видимому, следует согласиться с авторами полностью, что изучать групповые формы поведения следует только при условии свободного перемещения животных.

На модели своего эксперимента А. О. Долин и С. А. Палатник описали выработку у обезьян двух типов двигательных условных рефлексов: первый — по принципу простой условнорефлекторной пищевой реакции (звонок → подбежка к кормушке → подкрепление); второй — по принципу условной связи системного порядка (подход к рычагу → нажатие рычага → звонок → побежка к кормушке → подкрепление). Заметим, что авторы недоумевали по поводу большого расхождения в количестве условных реакций по первому (158) и второму (2) типу у одной из обезьян (Герман). Это может указывать на недооценку авторами собственных данных.

Таблица 13

Количество двигательных реакций у обезьян по двум типам рефлексов (Долин, Палатник, 1935)

Кличка обезьяны	Количество осуществленных реакций для рефлексов	
	первого типа	второго типа
Герман	158	2
Фауст	69	231
Лиза	51	110
Феликс	14	7
Матреиа	0	0

Простое сложение условных двигательных ответов, отразивших первый и второй тип рефлексов, на наш взгляд, противоречит самой цели эксперимента (табл. 13). Превосходство в более частом проявлении рефлексов второго порядка у Фауста, объясняемое авторами уровнем его активности, вполне может отражать степень его доминирования над другими особями группы, о чем лишь вскользь говорится только в конце статьи. Заметить связь между степенью доминирования особи и частотой воздействий ее на рычаг, вероятно, помешал недостаточный учет некоторых индивидуальных особенностей поведения обезьян, упомянутых в статье. Как видно из текста работы, обезьяны по признаку «силы» располагались в следующем порядке: Матрена, Фауст, Лиза, Герман, Феликс. На первый взгляд очевидный парадокс: Матрена, выраженный доминант, оказалась совершенно индифферентной к условным сигналам обоих типов. Авторы все отнесли на счет ее низкой активности. При этом они полностью игнорировали ее пожилой возраст, сниженную двигательную активность и, скорее всего, также низкую пищевую возбудимость. При всем том факт самого присутствия или отсутствия Матрены на опыте влиял существенным образом на поведение других членов группы. Так, в ее присутствии значительно возрастала активность Лизы, часто осуществлявшей рефлексы второго порядка. Наоборот, условнорефлекторная активность Фауста, первого субдоминанта, заметно снижалась. К большому сожалению, анализ богатого эксперимен-

тального материала, впервые полученного на обезьянах, ограничился определением уровня активности и спекуляциями в адрес типологии ВНД. Более точно адресоваться к механизму уровня активности каждой особи авторы не смогли.

В исследовании супругов Вольфле (Wolfle, Wolfle, 1939) экспериментальными объектами были низшие обезьяны и дети 2—3 лет. В предложенном ими варианте опыта получение подкрепления одной обезьяной (или ребенком) являлось функцией двигательной операции партнера. Испытуемые находились в разных клетках, а кормушка подавалась на подвижном рычаге, в очередность подачи которого каждому из партнеров вмешивался экспериментатор. По этой методике индивиды были лишены возможности контактировать друг с другом, а также с важными частями экспериментальной установки. Эти моменты, к сожалению, значительно обесценивали идею эксперимента.

Анализируя свои данные, авторы пришли к заключению, что как обезьяны, так и дети в процессе опыта не способны адекватно реагировать на присутствие или отсутствие в соседней клетке партнера или пищи в кормушке. По их мнению, это указывало на то, что низшие обезьяны и дети указанного возраста лишены способности к сотрудничеству. Что касается низших обезьян (павианы гамадрилы, макаки резусы), то высказанная позиция супругов Вольфле была подтверждена работами В. М. Кения (1974а, 1974б), носящими критический характер, в которых обезьяны, сидящие в смежных клетках, имели в своем распоряжении по два одинаковых рычага. С помощью одного кормушка с пищей подавалась в обе клетки, а воздействие на другой давало возможность подкрепить только партнера. Внимание автора было направлено на поиск альтруистического поведения у особи-доминанта. Фактическая сторона опыта показала, что доминирующая в паре обезьяна, когда она проявляла себя как «демонстратор», воздействовала на оба рычага примерно одинаковое число раз. Наоборот, обезьяна-субдоминант в этой же роли предпочтительно нажимала на рычаг, подающий пищевое подкрепление партнеру. В основе наблюдавшихся взаимозависимых отношений между обезьянами автор видит только условнорефлекторные механизмы, представленные сложными цепными реакциями автоматизированного характера.

Групповое поведение павианов гамадрилов исследовалось Беком (Beck, 1973) и Феди (Fady, 1972). Любопытно, что субдоминантная самка в опытах Бека, достав палку, с помощью которой можно было придвинуть пищу, отдавала ее самцу-доминанту. Добыв с ее помощью лакомство, самец поедал его сам. В экспериментах Феди (Fady, 1972) изучалось поведение двух групп павианов в полевых условиях. При закладке приманки под тяжелый камень автор исследования обнаружил, что из 900 проб только в четырех случаях было отмечено взаимодействие, т. е. сложение сил нескольких особей. Как и в опытах Бека (Beck, 1973), пищу при этом поедала только доминирующая особь.

Летом 1981 г. «проба с камнем» была проведена нами на большой группе павианов гамадрилов, живущих в урочище реки Западной Гумисты (хозяйство Института экспериментальной патологии и терапии АМН СССР, г. Сухуми). Во время съемок для кинофильма «Кто есть кто?» пищевая приманка укладывалась на виду у обезьян в углубление под камнем. Совместные усилия двух обезьян, чаще всего самцов подростков, были очень редки, а в случае овладения приманкой она каждый раз съедалась ведущей особью. Если возле камня оказывались две-три обезьяны заведомо разных рангов, то камень пыталась опрокинуть явно доминирующая особь. Даже в случае неуспеха другие обезьяны не рисковали прикоснуться к камню, который, вероятно, символизировал собою заложенную под него приманку.

Первые убедительные данные о кооперативном поведении шимпанзе обобщены Бингхемом (Bingham, 1929), повторившим опыт Кёлера (Köhler, 1925) с постройкой пирамиды для доставания подвешенной приманки. В опытах Бингхема несколько шимпанзе участвовало в сооружении одной пирамиды. Систематическое изучение кооперативного поведения шимпанзе проведено Крауфордом (Crawford, 1937). Во всех предложенных им задачах пара шимпанзе, одновременно воздействуя на общий элемент установки, должна была овладеть пищевым подкреплением. Автор сделал при этом важное наблюдение, что у подопытных шимпанзе проявлялась отчетливая тренировка в совместных действиях при переходе от одного эксперимента к другому. Так называемое наблюдательное поведение одной из особей во время деятельности другой автор трактует как проявление подражания, столь характерного для шимпанзе. На «вербальную» команду экспериментатора кооперативно действовали все 5 шимпанзе, при этом 2 особи наиболее высокого ранга отчетливо реализовывали приглашательное поведение. Оно заключалось в том, что доминирующая особь настойчиво активизировала поведение «запаздывающей» обезьяны. В более поздней работе Крауфорда (Crawford, 1941) пара шимпанзе действовала в обусловленной последовательности при манипулировании четырьмя цветными табло. После предварительного обучения каждая из обезьян могла оперировать только двумя цветными табло, а точная последовательность всего цветового комплекса требовала правильного соучастия обеих обезьян. Только после этого пища поступала в обе клетки. Автор и в этом опыте отметил отчетливое приглашательное поведение, которое у шимпанзе-доминанта проявлялось активными моторными действиями в адрес партнера, а у подчиненной — в виде «просьбы» (жест, мимика, голосовая реакция).

Л. А. Фирсовым были поставлены опыты по кооперации с подростками шимпанзе, подобные опытам Бека (Beck, 1973), описанным выше. Результаты опытов, проведенных на группах разного состава (от 2 до 5 особей) и разного возрастного развития особей (от 2.5 до 5 лет), разумеется, не могли быть стабильными, но даже в случае проявления сложения сил (большей частью двух обезьян)

добытая пища оказывалась у доминирующей особи. Важно, что таковой не всегда оказывался шимпанзе более старший и более сильный. Во время экспедиции 1980 г. все «пробы с камнем» часто решались при соучастии двух-трех подростков, но лакомством завладевал средний по возрасту Лель. Физически и по годам превосходивший его Бой-2, оставшись без подкрепления, демонстрировал свою силу, но ни разу не проявил настоящей агрессии.[1]

С высшими обезьянами проводились также опыты по разделу пищи. По данным Кёлера (Köhler, 1925), супругов Йерксов (Yerkes, Yerkes, 1935), Лавик-Гудолл (Lawick-Goodall, 1974) и Л. А. Фирсова (1977, 1982), у шимпанзе имеет место раздел пищи. Это поведение в каждом случае проявляется не обязательно на фоне драматического выражения просьбы. Иногда достаточно было выразительного взгляда, протянутой руки или приглушенного звука с интонацией просьбы, чтобы пища была получена. В целом эти формы поведения, которые западные психологи пытаются подвести под разряд альтруистического, следует трактовать как поведение со сложной структурой мотивационной обусловленности. Определяющими факторами его могут оказаться уровень пищевой или игровой возбудимости, возраст, пол и ранг обезьяны и пр.

Взаимосвязанное поведение шимпанзе изучалось А. И. Счастным и Л. А. Фирсовым (1961, 1965) на модели многочисленного цепного условного рефлекса, в определенной последовательности осуществляемого двумя обезьянами. Для опытов подбирались особи с обычным превалированием у одной пищевой возбудимости, а у другой — ориентировочно-манипуляционной деятельности. В подготовительной серии опытов обезьяны обучались опускать в аппарат кусочки пищи, жетоны или игрушки и обменивать их. В групповом опыте одна из обезьян опускала в аппарат жетон, а в ответ на это действие другая опускала игрушку, которую первая обезьяна получала, если в тот же аппарат она бросала кусочек пищи. После завершения всего цикла действий двух обезьян производился обмен предметами и пищей с соответствующим подкреплением обеих обезьян.

В полевых условиях Л. А. Фирсов (1977, 1982) изучал физиологические закономерности группового поведения макак резусов и шимпанзе разного возраста. Для своих экспериментов он видоизменил методику супругов Вольфле (Wolfle, Wolfle, 1939). Основным отличием его варианта была возможность свободного контакта между испытуемыми обезьянами, а также с элементами установки (рис. 131). Сам эксперимент с его установкой можно рассматривать поэтому как инструментальное звено, введенное во внутривидовые взаимоотношения между обезьянами. В плане обучения в поведении обезьян можно выделить несколько фаз: 1) ориентировочно-манипуляционная (ознакомление с эксперимен-

---

[1] Этот опыт показан в кинофильме «Кто есть кто?» (режиссер А. Беленький, киностудия «Центрнаучфильм», 1981 г.).

тальной установкой); 2) образование связи рычаг—кормушка; 3) использование природных объектов (палочек, длинных стеблей травы) для индивидуального решения проблемной ситуации; 4) манипуляция рычагов и случайное подкрепление партнера; 5) образование связи нажатие на рычаг—двигательная реакция партнера; 6) так называемое кооперативное поведение — обезьяны по очереди подкрепляют одна другую; 7) так называемое не-



Рис. 131. Эксперимент с взаимным пищевым подкреплением (шимпанзе Тарас и Гамма).

кооперативное поведение — манипуляции совершаются преимущественно одной обезьяной с подкреплением другой; 8) просительное, приглашательное и агрессивное поведение партнеров. Следует при этом отметить, что у макак резусов фаза 6 отсутствовала, а фаза 8 была неполной.

Исходя из условий методики, о *кооперации* в поведении партнеров в опыте можно говорить только тогда, если число подкреплений у них окажется приблизительно одинаковым. На рис. 132, *а* (шимпанзе) и *б* (макаки) отчетливо видно, как по ходу работы число подкреплений у партнеров изменяется: чем меньше среднее время, затрачиваемое обезьяной на успешную манипуляцию, тем больше этих манипуляций она совершает. В связи с этим доминантная обезьяна получает подкреплений больше, чем ее партнер. Действующий иерархический механизм приводит к тому, что по ходу экспериментов взаимное поведение партнеров принимает

все более некооперативный (односторонний) характер. Следовательно, ответ на вопрос, возможна ли кооперация у обезьян, зависит от того, из каких особей составлена конкретная микрогруппа или пара. В том случае, если иерархические ранги обезьян близки или равны, то их взаимное поведение окажется кооперативным или близким к таковому. С возрастом обезьян могут измениться их ранговые соотношения, что отчетливо проявляется на характере их поведения в эксперименте (рис. 132, *а*; см. *кривые* опытов 12-го и последующих).

У макак резусов кооперации во взаимном поведении не наблюдалось. После фазы довольно быстрого обучения, что сближает кривые среднего времени успешных манипуляций испытуемых,

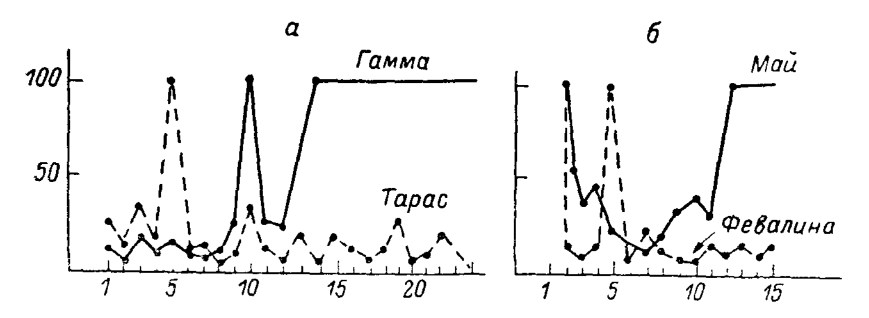


Рис. 132. Количество подкреплений, получаемых обезьянами в опытах с манипуляциями рычагами.

По оси ординат — количество подкреплений, %; *по оси абсцисс* — порядковый номер опытов. *а* — для пары Гамма и Тарас; *б* — для пары макак резусов Мая и Февралины. *Сплошная линия* — доминантная особь.

доминантная особь, практически не воздействуя на рычаг, получала гораздо больше подкреплений. Вероятно, не следует думать, что соотношение иерархических рангов у партнеров — единственная детерминанта характера взаимного поведения обезьян. На характер поведения обезьяны в течение группового опыта могут влиять уровень пищевой мотивации, тип нервной системы, появление у самки детеныша, динамическое состояние ее физиологических функций и т. д.

На выработку двигательных навыков при взаимном подкреплении обезьян существенно оказывают влияние процессы внутреннего и внешнего торможения. В экспериментах Л. А. Фирсова (1977, 1982) с макаками резусами и шимпанзе было показано, что динамика взаимосвязи уровня пищевой возбудимости, индивидуальных особенностей поведения, иерархических рангов партнеров, а также процессов торможения составляет основу кооперации и дискооперации как возможных последовательных фаз взаимодействия обезьян.

Для характеристики процессов торможения двигательной активности у обезьян вычислялись, исходя из успешных манипуляций партнеров, коэффициенты ранговой корреляции Кендала (τ)

Таблица 14

Коэффициенты ранговой корреляции Кендала (τ) между номером опыта и средним временем успешных манипуляций обезьяны рычагом

Вид обезьян и ранг особи	1-я пара обезьян	τ	2-я пара обезьян	τ
Шимпанзе				
доминант	Гамма	+0.86	Тарас	+0.33
субдоминант	Тарас	—0.26	Сильва	—0.48
Макака резус				
доминант	Май	+0.20	Февралина	—0.07
субдоминант	Февралина	—0.11	Апрелина	—0.46

между порядковым номером опыта и средним временем, затрачиваемым ими на успешные манипуляции (табл. 14). Коэффициент показывает величину запаздывания выработанной двигательной реакции у обезьян по мере увеличения числа предъявлений. Экспериментальная практика показывает, что для особи-доминанта он будет приближаться к +1, а для субдоминанта — к —1.

Биологическое значение процессов внутреннего торможения в соподчиненной деятельности обезьян выражается по-разному. Если подчиненная особь тормозит свою моторную активность из-за снижения частоты подкрепления в опыте, то доминантная обезьяна — вследствие проявления манипуляций партнера рычагом. Эта сторона поведения подчиненной особи, вероятно, до какой-то степени удовлетворяет потребность доминанта.

Факт влияния процессов внутреннего и внешнего торможения на выработку у партнеров навыка взаимодействия впервые был обнаружен А. И. Счастным и Л. А. Фирсовым (1961, 1965). Они нашли влияние запаздывательного торможения на выработку взаимодействия у шимпанзе в опытах с обменом предметами и пищей. Изменение пищевой мотивации у партнеров приводило к нарушению хода обмена. Сходная динамика процессов торможения во взаимном поведении шимпанзе и макак резусов затем была описана и для других экспериментальных условий (Кения, 1974б; Фирсов и др., 1979; Фирсов, 1982). При всем этом следует остановить внимание на одном отличии в поведении взаимодействия у высших и низших обезьян. Из данных табл. 14 видно, что торможение двигательной активности шимпанзе Гамма характеризуется значительно большей величиной τ, чем у макаки Мая, хотя визуально иерархическая дистанция между Маем и Февралиной превосходит таковую между Гаммой и Тарасом. Трактовать этот факт, вероятно, следует на основании эволюционной оценки кооперативного поведения у двух видов обезьян (макаки, шимпанзе). Для шимпанзе, по-видимому, в большей степени, чем для макак резусов, характерно разделение ролей между партнерами в опыте. Это свидетельствует в пользу представления, что в филогенезе отряда приматов поведение взаимодействия приобретало все большую избирательность и значимость для выживания вида.

В этом отношении иерархическая структура в микропопуляции рассматривается как инструмент не подавления, а управления и организации совместного поведения.

Поведение обезьян в опыте со взаимным подкреплением, как любая другая форма поведения, связано с процессами запоминания и хранения информации о среде. Необходимо подчеркнуть, что, пока шел процесс выработки взаимодействия обезьян, поведение их значительно варьировало. Через 10—12 опытов взаимное поведение стало отличаться большой ритуальностью. Стереотипы поведения шимпанзе и макак резусов в экспериментальной ситуации сохранялись от опыта к опыту при биологическом разделении особей на «манипуляторов» и «потребителей», что связано с иерархическими рангами испытуемых. Устойчивость экспериментального поведения обезьян, наблюдаемая в опытах на шимпанзе, проводимых в течение трех летних сезонов при 10-месячных перерывах между сезонами, указывает на большой объем их памяти (Фирсов, 1972, 1977, 1982). Дальнейшая разработка проблемы группового поведения обезьян проявит роль долго- и краткосрочных следов памяти, а также взаимодействия их по ходу ритуализации моторных навыков.

Существенной стороной взаимодействия у шимпанзе является приглашательное поведение, которое пока не обнаружено у низших обезьян. Как было уже упомянуто выше, приглашательное поведение впервые описано Крауфордом (Crawford, 1937), который избежал биологической или физиологической его трактовки. Приглашательное поведение шимпанзе в опытах Л. А. Фирсова (1977, 1982), Л. А. Фирсова и соавторов (1979) проявляли доминирующие особи к подчиненным. Оно было достаточно демонстративным и выражалось в жестах, движениях головой, голосовых реакциях просительного или угрожающего характера, в подталкивании партнера в сторону нужного рычага и т. д. Факт наличия приглашательного поведения, которое является только побуждающим сигналом, но не указывает на структуру требуемых от партнера действий, подчеркивает важность функции обобщения в организации поведения шимпанзе. Вероятно, этот вид обезьян способен установить тождество собственных двигательных действий с теми действиями патнера, которые ведут к достижению одинакового результата — получения подкрепления. В поведении каждой обезьяны как бы снимается конкретное биологическое значение собственной двигательной реакции, и путем обобщения она оценивается как необходимая двигательная операция вообще.

Описанный тип поведения шимпанзе (еще раз повторим: у макак резусов он не выявлен) свидетельствует о формировании у них тех физиологических механизмов, благодаря которым осуществляется поведение взаимодействия. Заметим, что в физиологии ВНД антропоидов все еще мало аргументированных попыток описания их сложного поведения в терминах, выходящих за пределы механизма условного рефлекса. То, что условнорефлекторный язык

в данном случае не всегда приложим, доказывается фактами отчетливого влияния иерархического различия между особями на тип их поведения в эксперименте. Вспомним, что И. П. Павлов, разбирая опыты с обезьянами, предпочитал пользоваться понятием «ассоциация». В поведении шимпанзе Рафаэля, например когда тот составлял ящики в пирамиду, чтобы достать подвешенную приманку, он видел зачатки разумных действий.

В тесте на кооперативное обусловливание, предложенном в лаборатории Л. А. Фирсова, был выявлен ряд физиологических закономерностей формирования сложных взаимозависимых двигательных реакций. Образованные цепи ассоциаций являлись целостными выражениями знания обезьяны о ситуации, что противоречит выводам супругов Вольфле (Wolfle, Wolfle, 1939) и В. М. Кения (1974а). В течение длительного исследования авторы никогда не наблюдали поведения манипулирования, если на экспериментальной площадке отсутствовал партнер или в кормушке не было пищи.

Сложившиеся стадно-иерархические отношения между особями обезьян отчетливо тормозятся их ориентировочно-исследовательской деятельностью. Об этом сообщала (случай с бидонами) Лавик-Гудолл (Lawick-Goodall, 1974). В эксперименте на парах шимпанзе со взаимным пищевым подкреплением Л. А. Фирсов (1977, 1982) всегда наблюдал вначале достаточно сбалансированное кооперативное поведение. Если обезьяны отличались по рангам, то сказывалось это только через 2—3 опыта. Установленные факты могут быть использованы для дальнейшего физиологического анализа механизма группового поведения обезьян.

Если рассмотреть действия партнера из пары испытуемых в опыте, то оказывается, что для достижения цели важна не только функция безусловного раздражения. Не менее важны также те действия партнеров, которые совершаются за период от усаживания обезьяны возле установок до получения порции пищи. В течение этого времени каждая успешная операция служит промежуточным подкреплением для предыдущей. Окончательная цепь успешных ассоциаций формируется с конца, т. е. с момента безусловного подкрепления (Воронин, 1965). Действия обезьяны в новой обстановке приводят в порядке проб и ошибок к формированию одной из возможных цепей правильных ассоциаций, в которой подкреплением при образовании i-той ассоциации является $i - 1$ правильная ассоциация. Вначале упрочиваются те действия обезьяны, которые подкрепляются и на которые вырабатывается ассоциация между зрительным образом предмета или собственной двигательной реакцией и «удачей» (момент подкрепления, по выражению И. П. Павлова). На этой стадии еще нет детального анализа соответствия предмета или действия и «удачи», который имеет место во второй фазе. Далее происходит *обобщение* ассоциаций до того уровня, когда соподчиненность двигательных реакций обеих обезьян может быть названа правильной лишь в том случае, если подкрепление каждой особи будет функцией двух

переменных действий обоих партнеров. В законченном виде сложные цепи ассоциаций взаимодействия, отражающие как условия эксперимента, так и элементы двигательного поведения собственного и партнера, «сливаются в нечто целое» (Сеченов, 1866, с. 89).

В опыте со взаимным подкреплением обезьяны (макаки, шимпанзе) показали высокий уровень обобщенного отражения действительности, что было установлено с помощью и других методик опытов (Фирсов и др., 1974). В пользу этого говорит феномен приглашательного поведения. При выработке динамического стереотипа взаимосвязанных цепей ассоциаций обезьяны отчетливо абстрагировались от конкретного биологического значения предметов и явлений внешней среды, использовав их в форме процессов образного (конкретно-чувственного) мышления. Именно поэтому приглашательное поведение шимпанзе выполняет лишь общую сигнальную функцию активации партнера. Эта физиологическая характеристика приглашательного поведения шимпанзе, как мы видим, не была вскрыта Крауфордом (Crawford, 1937).

Актуализация имеющегося обобщения (абстрагирования) выражается также в том, что каждая обезьяна, по-видимому, рассматривает своего партнера как «копию себя», что способствует быстрому и точному формированию цепи адекватных ассоциаций. Важнейшим элементом в этой цепи ассоциаций является выполнение навыков одной обезьяны под тщательным зрительным контролем другой.

Как видно из характера всех модификаций эксперимента, направленного на изучение поведения обезьян со взаимным подкреплением, их изначальная идея (модель) выходит за рамки только констатации формирования многочленной ассоциации. Свободное поведение обезьян в эксперименте Л. А. Фирсова (1977, 1982) позволило вскрыть многие ранее неизвестные закономерности стадных форм их поведения. Они подтверждают гипотезу об особом критериальном звене отряда приматов в процессе эволюции высших млекопитающих. Закономерное проявление взаимодействия обезьян в одной паре и столь же выразительное отсутствие его в другой (при нормальном поступлении подкрепления к одному из партнеров) указывают на важную роль иерархического фактора в регуляции условнорефлекторной деятельности обезьян. Совершенно очевидно, что экспериментатор располагает теперь возможностью объективного определения рангов у особей, составляющих пару, а также исследования динамики этих ранговых отношений в течение необходимого отрезка времени.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАМЯТИ ОБЕЗЬЯН

В лабораториях И. П. Павлова была предложена первая физиологическая модель памяти в виде *следового* условного рефлекса. Описанный феномен сразу же получил дополни-

тельное название — особый условный рефлекс (Пименов, 1907), которое возникло из-за нестойкости его хранения и большой афферентной генерализованности (Пименов, 1907; Гроссман, 1909; Добровольский, 1911). На основании большинства работ по следовым условным рефлексам зависимость двух факторов — следов и временнóго интервала — рассматривается по формальным признакам. Как было показано еще в первых работах, выполненных сотрудниками И. П. Павлова, фактор времени является таким же условным сигналом, как любые другие, воспринимаемые дистантными или контактными анализаторами (Феокритова, 1912; Стукова, 1914). При этом обнаружилось, что даже в случае полу-

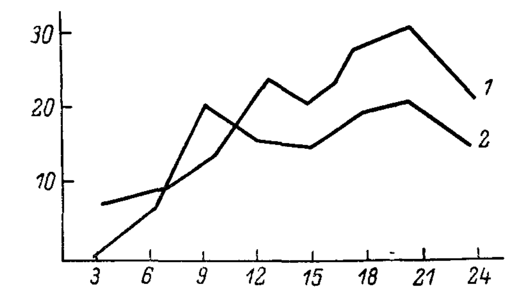


Рис. 133. Длительность бодрствования детеныша шимпанзе в течение каждого 3-го часа суток.

По оси ординат — время бодрствования, мин; *по оси абсцисс* — каждый 3-й час суток. *1* — первая, *2* — вторая неделя жизни.

часовых следовых пауз собака была в состоянии различать промежутки времени в 29 и 30 мин (Феокритова, 1912). Эта особенность головного мозга животных (собак, кошек, птиц, кроликов) была подтверждена в более поздних исследованиях с применением разнообразных методик (Лобашев, Савватеев, 1959; Bühning, 1961; Фирсов, 1962; Воронин, 1965; Дмитриев, 1968). При этом был обнаружен своеобразный физиологический парадокс: более успешное образование временных связей на длительные промежутки времени по сравнению с короткими (30 с и менее). Это соотношение, вероятно, можно понять на основании этологического анализа условного рефлекса на время, как одного из наиболее древнейших адаптационных механизмов простейшей живой системы, еще лишенной нервной регуляции. Сравнительно недавно было показано, что к физиологическому механизму условного рефлекса на время имеет отношение гиппокамп (Вавилова, 1969; Меринг, Мухин, 1978). С другой стороны, показана поразительная стойкость услóвного рефлекса на время после значительных повреждений корковых и подкорковых структур головного мозга (Сеченов, 1866; Дерябин, 1916; Воронин, 1965; Смирнов, 1968). Известно также о быстрой выработке условного рефлекса на время кормления ребенка через промежуток в 3—3.5 ч (Быстролетова, 1954; Архангельская, 1958; Касаткин, 1951). При изучении сна и бодрствования у четырех детенышей шимпанзе, родившихся в колтушской лаборатории и с первого дня вскармливающихся искусственно, условный рефлекс на время кормления через 3 ч выработался в течение первой недели жизни (рис. 133) (Фирсов, 1982).

Необходимо подчеркнуть, что первое исследование следового условного рефлекса и внутреннего торможения на обезьянах было сделано сотрудниками И. П. Павлова для оценки способности обезьян оперировать отсроченным условным раздражителем. В работах Д. С. Фурсикова (1926) и Ф. П. Майорова (1933) на павианах и макаках, а Н. А. Подкопаева (1933) на шимпанзе было установлено быстрое образование запаздывания двигательных условных рефлексов, что могло говорить о более высоком развитии тормозных функций больших полушарий у обезьян по сравнению с собаками (Майоров, 1933). Несмотря на пессимизм, высказанный Ф. П. Майоровым (1935) относительно эволюционного значения последовательного торможения, оно получило экспериментальную поддержку в более поздних работах (Вацуро, 1948; Воронин, 1965; Фирсов и др., 1979). Обращаясь к последующим исследованиям на обезьянах (павианах, макаках, мартышках, шимпанзе), можно видеть, что динамика формирования у них следового условного рефлекса ничем не отличается от описанной на собаках (Воронин, 1952; Фирсов, 1972). Некоторое превосходство в скорости выработки следовых условных рефлексов у обезьян по сравнению с другими животными не имеет существенного значения ввиду того, что другие показатели (длительность паузы, время хранения выработанного рефлекса) у них не выше (Майоров, 1933; Воронин, 1952; Иорданис, 1962).

На пяти шимпанзе в возрасте 5—9 лет скорость образования двигательных следовых условных рефлексов с паузой в 1 и 2 мин отражала скорее индивидуальные, чем видовые особенности ВНД. При этом у одной очень возбудимой обезьяны не удалось получить торможения на условный раздражитель даже после 470 стимуляций (Фирсов, 1972). В другой форме эксперимента с шимпанзе было обнаружено точное следовое оперирование сигналом, играющим роль условного тормоза. Как и у детей (Шастин, 1925), он оказался строго специализированным и не нарушался в случае введения следовой паузы (10—20 с) между условным тормозом и положительным сигналом. Подобные результаты, судя по литературным источникам, не могли быть воспроизведены даже на низших обезьянах (Фурсиков, 1924; Воронин, 1965; Фирсов, 1972). В связи со сказанным следовой условный рефлекс, являющийся вариантом условного рефлекса на время, представляет модель долговременной памяти на «меру времени» и существенно отличается от других видов запоминания, функционирующих вне жесткого временно́го регулирования (Фирсов, 1972, 1982).

В физиологии ВНД исподволь накапливается важный материал о времени и точности хранения выработанных условных рефлексов и целых систем. Об особенностях взаимодействия новых и старых условных рефлексов писали сотрудники И. П. Павлова. Так, в опытах А. А. Линдберга было найдено, что пищевой условный сигнал, переделанный в оборонительный, после 4 мес перерыва в работе на первое испытание проявился в полной мере как пищевой (Павлов, 1933в). После 3- и 11-месячного перерыва в работе

у собак Лис и Золотистый отчетливо проявились пищевые слюнные условные рефлексы, до того полностью угашенные (Павлов, 1934а, 1934б). У макака резуса спустя восемь лет было обнаружено полное сохранение системы положительных и тормозных двигательных условных рефлексов (Воронин, Ширкова, 1949). В. И. Чумак (1958), проанализировав литературные и собственные данные, полученные на золотых карасях, голубях и кроликах, пришел к выводу, что сохранение условнорефлекторной деятельности тесным образом связано с уровнем филогенетического развития головного мозга животных. Как известно, еще Дарвин (Darwin, 1881) обратил внимание на то, что у домашнего кролика мозг значительно меньше, чем у дикого, живущего в более богатой окружающей среде. Современные данные убеждают, что повышенное образование навыков у животных приводит к увеличению тел нейронов, толщины нейронов и веса гиппокампа, а также тел нейронов и глиальных клеток неокортекса (Krech et al., 1969). Наоборот, сенсорная депривация способствует отчетливой задержке в развитии навыков (Fuller, Thompson, 1961; Baxster, 1966) и приводит к нарушению структурного созревания нейронов соответствующего анализатора (Fox, 1971).

Многолетние исследования ВНД обезьян дали возможность Л. А. Фирсову (1972, 1977, 1982) проанализировать сохранение двигательных условных рефлексов и систем разной сложности после перерывов от нескольких месяцев до нескольких лет. Устойчивое дифференцирование простых и сложных условных раздражителей имелось у шимпанзе, в то время как у низших обезьян (павианы гамадрилы, макаки резусы, капуцины) оно в значительной степени нарушалось после 2—3 мес. Еще короче сохранялся в них обобщенный навык выбора по образцу (3—4 недели), тогда как у подростков и взрослых шимпанзе даже при предъявлении нового набора предметов отчетливо проявлялся через 2.5—3.5 года. Сейчас нет сведений о времени хранения у шимпанзе навыков, образованных по подражанию, но, вероятно, это хранение может продолжаться всю жизнь животного (Фирсов, 1972, 1982).

В ряде психологических лабораторий США и Западной Европы с 20-х годов текущего столетия стал с успехом применяться метод отсроченных реакций, предложенный Хантером (Hunter, 1913, 1917) и несколько видоизмененный Кэрром (Carr, 1917). Ввиду того что испытуемому предъявляется установка с несколькими одинаковыми объектами, один из которых может быть заряжен кусочком пищи или игрушкой, патроном с питьем и т. д. (прямой вариант) или с его места подается искусственный, чаще зрительный, сигнал (непрямой вариант), то после известной паузы — отсрочки — он может сделать выбор. Характер этого выбора будет говорить о правильности или неправильности сохранения зрительного следового образа от предшествующей зарядки. Характерно, что уже в первой публикации Хантера (Hunter, 1913) были представлены результаты отсроченного выбора у животных и человека, что сразу же придало эволюционную направ-

ленность всем последующим исследованиям. В связи с тем, что методика отсроченных реакций имеет много переменных (величина экспозиции и отсрочки, количество объектов в установке и расстояние между ними, вариант методики: прямой или непрямой, способ подкрепления), полученные результаты оказались ненадежными для характеристики уровня эволюционного развития мозга млекопитающих (Skalet, 1931; Вацуро, 1948; Рогинский, 1948; Войтонис, 1949; Фирсов, 1972). Эти трудности были преодолены стандартизацией экспериментальных условий и использованием достаточного количества животных приблизительно одного возраста. Очень важно также учитывать пол животных. Что касается половозрелых самок обезьян, то функции условнорефлекторной и образной памяти у них существенным образом зависят от гормональных циклических изменений в репродуктивном аппарате. Относительно видовой характеристики обезьян было установлено, что для получения 70%-ного уровня правильных решений при выборе из трех объектов величина отсрочки не должна превышать для капуцинов 1.5 мин, павианов гамадрил и макак резусов — 10 мин, шимпанзе — 5 ч. Убедительность разницы в сроках запоминания низшими обезьянами и антропоидами доказана и в других вариантах исследования.

С 1978 г. в лаборатории Л. А. Фирсова тестирование памяти практикуется методом выбора подмножеств из фиксированного множества объектов. Этим способом удалось установить, что первичный объем краткосрочной памяти у макак резусов при выборе из шести объектов не превышает двух элементов. В аналогичных экспериментальных условиях шимпанзе способны к одновременному удержанию в непосредственной памяти трех объектов (Фирсов и др., 1979; Фирсов, Никитин, 1980). Эти данные дополняют сведения относительно динамики и взаимодействия условнорефлекторной и образной памяти у низших и высших обезьян. Основной посылкой эксперимента является ситуационное совмещение двух форм испытания — выработки полной дискриминации одновременно подаваемой пары зрительных сигналов (кормушки разного цвета) и тестирования отсроченного выбора по прямому варианту. В критическом испытании, которое производилось через 15—20—25 решений задач на дискриминацию, после зарядки *дифференцировочной* кормушки пищей на виду у испытуемой обезьяны установка экранировалась и для выбора представлялась через определенное время. На рис. 134 показаны основные результаты исследования динамики кратко- и долговременной памяти, полученные на капуцинах, макаках, павианах и шимпанзе (Фирсов, 1964, 1972; Фирсов и др., 1979). Этот эксперимент, воспроизведенный в полевых условиях на двух шимпанзе под контролем киноаппарата с последующей дешифровкой кинограмм, выявил новые и важные детали поведения обезьян на трассе от стартовой клетки до выбора сигнального объекта (Фирсов и др., 1979; Фирсов, 1982).

Феномен прочности условного рефлекса, как известно, оценивается по проценту правильных решений на дискриминацию, ве-

личине латентного времени выбора, точного и устойчивого проявления рефлекса на условный сигнал и т. д. Судя по электрофизиологическим показателям, к моменту укрепления условного рефлекса исчезают характерные изменения электрической активности головного мозга (Jasper, Shaggas, 1941; Кратин, 1967, 1977; Бехтерева, 1974). Мы полагаем, что оценка взаимодействия образной и условнорефлекторной памяти у животных может быть не менее важным критерием прочности или динамики укрепления условного рефлекса на стадии его выработки или переделки.

Обзор специальной литературы показывает, что, несмотря на явно недостаточную аргументацию приматологического аспекта в изучении проблемы памяти, современная наука располагает уже рядом фундаментальных психологических, антропологических и палеонтологических работ, положения которых дают несомненную научную перспективу (Penfield, Jasper, 1954; Лурия, 1962; Бериташвили, 1968; Кочеткова, 1973; Бехтерева, 1974; Поршнев, 1974). Как известно, между механизмами поведения и памяти имеется сложная многоэтажная связь, изучение которой представляет в последние годы важнейшую задачу (Ливанов, 1972; Андрианов, 1976; Хананашвили, 1976; Кратин, 1977; Батуев, 1981). Связи жесткой и пластичной природы между различными нервными структурами головного мозга уже около трех десятилетий составляют важную нейрофизиологическую проблему поведения (Hebb, 1949; Бехтерева, 1966; Коган, 1970; Ливанов, Раева, 1976). В связи с этим большое значение придается генетически сложившимся констелляциям нейронов, участвующих в жестких и гибких регуляциях. По мнению Н. П. Бехтеревой (1966), нервный процесс при соблюдении комплекса экспериментальных условий может реализоваться в ограниченном числе нервных структур. На основании многочисленных фактов, полученных у человека, была высказана гипотеза о различной степени жесткости звеньев корково-подкорковых систем при обеспечении психической деятельности (Бехтерева, 1966, 1974). О наличии жестких и гибких связей между

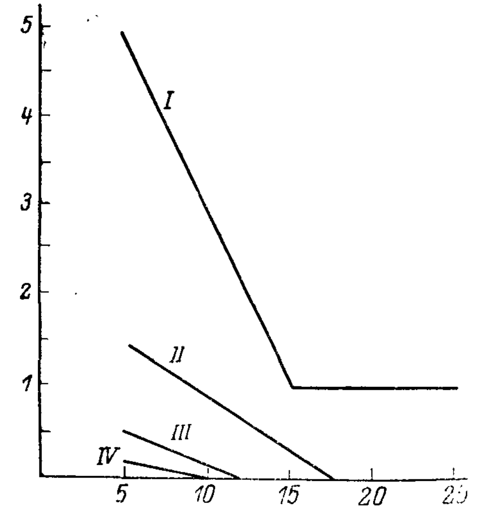


Рис. 134. Состояние образной памяти (отсроченный выбор) на фоне тренировки дискриминации пары зрительных сигналов.

По оси ординат — величина отсрочки в критическом испытании, мин; *по оси абсцисс* — номер критического испытания после образования условного рефлекса. *I* — шимпанзе; *II* — павианы; *III* — макаки; *IV* — капуцины.

анализаторными и регуляторными отделами мозга, участвующими в модуляции памяти животных, писали также Г. А. Вартанян (1976), Г. А. Вартанян, Г. В. Гальдинов (1977) и др. Нежесткая коммутация таких мозговых структур, как префронтальная кора, гиппокамп, головка хвостатого ядра и медиодорсальное ядро таламуса, была выявлена при электростимуляции гиппокампа и электроэнцефаллографическом изучении отсроченного выбора у макак резусов в разные моменты этого испытания: восприятие, ретенция, выбор. В противоположность этому, в случае дифференцирования следовых условных рефлексов теми же особями, паттерны взаимных корреляций между указанными нервными структурами имели выраженную устойчивость (Мордвинов, 1976, 1979; Фирсов и др., 1979).

Для составления более полной картины о памяти и поведении следует указать на возможность отсроченного подражания у ребенка и антропоида (Yerkes, 1928; Пэн, 1934; Фирсов, 1960, 1972), а также на роль импринтинга в проявлении у детенышей и подростков шимпанзе гнездостроительной деятельности (Lawick-Goodall, 1974; Фирсов, 1977). На основании лабораторного и полевого исследования поведения шимпанзе Л. А. Фирсов (1977, 1982) пришел к выводу, что в известные периоды онтогенеза происходит наиболее глубокая консолидация генетической программы, биологически адекватной информации (эталон гнездостроения), репродукции эталона (подражание детеныша), которые осуществляются на фоне включения механизма импринтинга. Аппарат импринтинга, вероятно, в связи с генетически заданной нормой реакции, присущей шимпанзе, не реализует эту систему в более поздние сроки. О вкусовом импринтинге писал еще Дарвин: «легче искусственно вскормить теленка или ребенка в том случае, если он никогда не получал материнской груди, чем тогда, если он хоть раз получил ее» (Darwin, 1872, с. 175). О подобных фактах, касающихся научения птенцов песне приемных родителей, писал А. Н. Промптов (1947). Своеобразный экспериментальный импринтинг возникает у человека при электростимуляции глубоких структур головного мозга и применении различных модификаций адаптивного биоуправления в процессе разрушения устойчивого патологического очага (Смирнов, 1974; Черниговская и др., 1974; Бехтерева, 1976).

Таким образом, у шимпанзе по сравнению с другими животными не обнаружено какого-либо отличия характеристики следового условного рефлекса. Однако структурные особенности головного мозга позволяют им широко оперировать образной памятью, характер которой в общих чертах экспериментально определяется на моделях отсроченной реакции, отсроченного выбора по образцу, теста Конорского длительно-следового подражения и, возможно, следового условного тормоза. Следует всячески рекомендовать использование теста Конорского (Konorski, 1960, 1970) для исследования как краткосрочной памяти, так и функции обобщения. Результаты, полученные на памианах гамадрилах в норме и после

двустороннего разрушения лобной коры, дают основание широкому использованию этого теста для эволюционного изучения кратко-срочной памяти (Фирсов, 1982). Функциональное нивелирование следового условного рефлекса в ряду приматов, не исключая и ребенка, а, с другой стороны, значительное возрастание роли образной памяти у шимпанзе по сравнению даже с низшими обезьянами говорят о новом эволюционном этапе усложнения аппарата памяти. Факты, полученные на нескольких видах низших обезьян, а также шимпанзе разного возраста, позволяют сделать предположение, что механизм образной памяти функционирует у них в известной степени автономно. При сравнительно-физиологическом исследовании взаимодействия условнорефлекторной и образной памяти обнаружена иерархия обеих форм памяти с отчетливыми видовыми характеристиками. «Зона равновесия» между условнорефлекторной и образной памятью, установленная на шимпанзе в разных экспериментальных условиях, указывает не только на более пластичное взаимодействие между этими формами памяти, но также на бо́льшую близость шимпанзе к человеку по сравнению с другими обезьянами (Фирсов, 1972, 1977, 1982; Бакурадзе и др., 1981). В этой связи необходимо напомнить о наличии жестких и гибких связей в мозговой деятельности человека и обезьян в процессе выполнения мнестических задач (Бехтерева, 1966, 1976; Ливанов, 1972; Фирсов, 1972, 1977; Воронин, Коновалов, 1976; Мордвинов, 1976, 1979) (рис. 135).

Эволюционный прогресс памяти (Бериташвили, 1968, 1974), ориентировочно-исследовательского рефлекса (Павлов, 1926; Виноградова, 1975), внимания или сосредоточения (Бехтерев, 1908; Суворов, Таиров, 1985), рассудочной деятельности (Darwin, 1872; Северцов, 1922; Вагнер, 1924, 1925, 1927, 1928, 1929; Ладыгина-Котс, 1935; Крушинский, 1977) и других функций ВНД животных шел с таким удивительным параллелизмом, что это не может не указывать на глубокую взаимосвязь между ними. Наблюдая за психосоматическим развитием своего ребенка, Дарвин поражался, «с какою быстротою ассоциировались в его уме различные предметы и звуки сравнительно с тем, что приходилось наблюдать на самых умных собаках» (Darwin, 1881, с. 58). В такой же степени, как у ребенка, образование простых и сложных ассоциаций и навыков присуще детенышам шимпанзе и других антропоидов в возрасте до года, хотя в этот период у них еще слабо проявляется моторное подражание (Фирсов, 1982).

На основании современных данных об уровне психического развития антропоидов — судя по таким важным показателям, как подражательная, орудийная и ориентировочно-исследовательская деятельность, способность к обобщению (абстрагированию) сигналов, знаковая система сигнализации, уровень условнорефлекторной и образной памяти, — можно заключить, что обезьянообразные ближайшие предшественники древнейшего человека обладали не меньшим развитием перечисленных функций. Если представить, что плейстоценовый прародитель человека уже

обладал хорошо развитыми анализаторами, в том числе кожно-кинестетической чувствительностью освобожденной от опорной функции руки, обширными ассоциативными областями коры головного мозга, среди которых отчетливо прогрессировала лобная кора, зоны праксисса и третичного синтеза, то логично сделать экстраполяцию относительно значения функции памяти в организации его поведения (Tobias, 1968; Нестурх, 1970; Кочеткова,

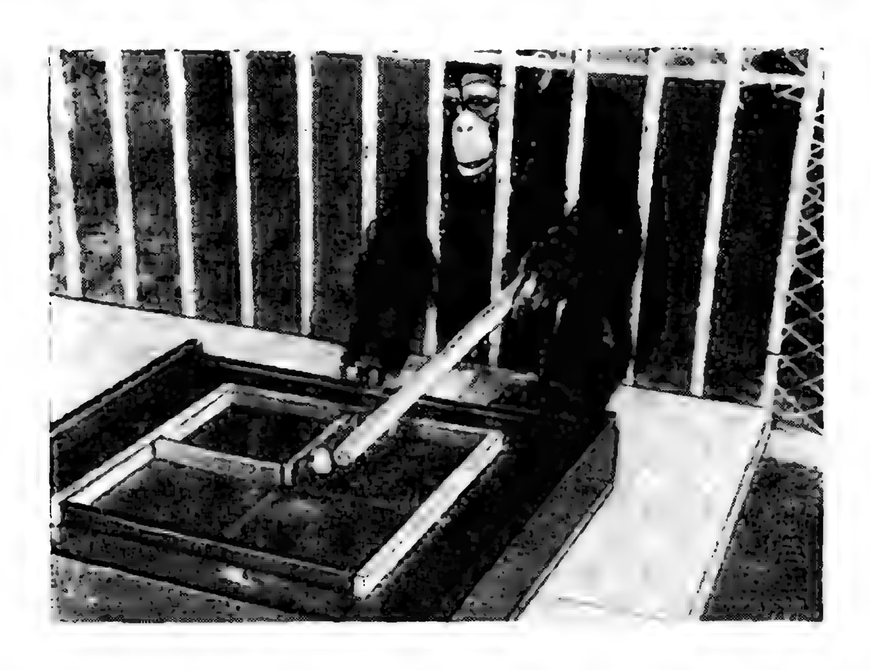


Рис. 135. Шимпанзе Тролль достает приманку из переменного лабиринта.

1973; Бунак, 1980). Плейстоценовый примат, вероятно, обладал обширной мнестической моделью мира, отражающей образы предметов, действий с ними, результаты этих действий, а также различные явления в окружающей среде. Все это, разумеется, было не только в поведении изолированных особей, но и в популяциях, что вносило «эффект группы» (Chauvin, 1972). Это заставляет не только вспомнить, но и постараться всеми мерами внедрять в практику семейной и школьной педагогики мысль В. М. Бехтерева (1912) о том, что ребенка следует воспитывать уже с двухмесячного возраста, прививая ему эталоны поведения, принятые в его среде. Двух-трехмесячный возраст детенышей шимпанзе, родившихся в колтушской лаборатории, оказался вполне достаточным для образования у них многочисленных временных связей и пластичного использования этих ассоциаций, комбинирования новых связей с уже имевшимися, обобщения сигналов по ведущему при-

знаку, что характеризует особенности их видового онтогенеза (Фирсов, 1982).

Итак, общий механизм памяти, имеющий генетическую видовую основу, актуализируется в виде условнорефлекторной деятельности различной сложности и подражания, поведения по типу импринтинга и пластичного действия в обобщенных ответах на ритуальные и случайные, входящие в класс ритуальных, сигналы. В пределах отряда приматов — от полуобезьян к низшим обезьянам, а также от последних к антропоидам и человеку — прослеживается отчетливый морфологический прогресс, в особенности корковых формаций головного мозга. Усложнение структур головного мозга антропоидов достигло такой степени, что уже Дарвин и Гёксли в середине XIX в. сделали заключение следующего содержания: «по строению мозга ясно, что человек отличается от шимпанзе или оранга менее, чем эти последние от низших обезьян» (Darwin, 1871, с. 161). Сравнительно-морфологические исследования московских нейрологов (Кононова, 1962; Блинков, 1971; Шевченко, 1971) не только подтвердили этот вывод, но дали много нового, позволяющего исследователю поведения действовать более уверенно в современном потоке фактов, получаемых на обезьянах.

Память генетических систем понимается здесь в том смысле, что она является несущим костяком всех видов памяти до последнего мгновения существования животного или человека. В этом отношении понятие, например, об условнорефлекторной памяти как эволюционном показателе будет фикцией до тех пор, пока не выяснены все условия задачи на запоминание: сигнал, мотивация, предыдущий опыт, пути реализации условного ответа и т. д. Находясь перед всеми этими методическими трудностями, которые нельзя отнести к разряду непреодолимых, наука располагает пока только разрозненными фактами относительно эволюции механизмов долгосрочной памяти. Слабым местом в сравнительно-физиологическом изучения памяти и поведения является все еще недостаточное использование основных генетических принципов. Насколько этот аспект может оказаться плодотворным, показано в монографии Л. В. Крушинского (1977), где обобщен экспериментальный материал по актуальным проблемам сравнительной психологии. В ней приведены важные и убедительные аргументы в пользу того, что пути нервной адаптации животных и человека не ограничиваются только механизмами условного рефлекса. В поведении близнецов и групп изолятов В. Ф. Михеевым и Н. Л. Артемчуком (1975) обнаружены черты поведения, обусловленные генотипом и фенотипом. Индивидуальные показатели кратковременной памяти при запоминании серий несловесных сигналов в значительной степени обязаны генетическим факторам, тогда как успешность запоминания серий словесных раздражителей той же модальности определяется социальными факторами. Вне всякого сомнения, это обстоятельство также говорит о важности нейрофизиологического изучения механизмов памяти

(Penfield, Jasper, 1954; Лурия, 1973; Бехтерева, 1974, 1976; Ливанов, 1975).

Следовательно, мозг млекопитающих в процессе эволюции обогащался все более усложнявшейся системой аппарата памяти: механизмом рефлекса на время (так называемые биологические часы), механизмами условного рефлекса, образной памяти, импринтинга, сенсорной памяти. По мере морфофункционального развития анализаторов и усложнения приспособительной моторной активности обогащались аппараты памяти с динамическим взаимодействием их функций, ускорялись процессы образования новых временных связей, облегчались процессы не только запоминания, но и забывания (активного торможения), увеличивались объемы различных видов памяти, в том числе систематизированных ее блоков в виде обобщений (абстракций). На уровне антропоидов головной мозг способен активно оперировать довербальными понятиями, т. е. языковой системой, информация которой актуализируется, как показали эксперименты киевских (Уланова, 1950; Поляк, 1953) и американских (Gardner, Gardner, 1971; Premack, Premack, 1972) психологов, не только с помощью врожденных средств коммуникации, но также с помощью знаковой системы жестов. Не исключено, что под языковыми средствами следует понимать любые формы поведения живой системы (Фирсов, 1974, 1982; Фирсов и др., 1974; Суворов, Фирсов, 1975; Фирсов и др., 1979; Фирсов, Плотников, 1981).

Таким образом, многочисленные экспериментальные данные, полученные в павловской школе на низших и высших обезьянах, имеют важное значение для формулирования общей теории поведения. Еще при жизни И. П. Павлова, впервые в истории физиологических исследований на животных давшего классификацию видов временной связи, были описаны сложные изменения условнорефлекторной деятельности шимпанзе на фоне меняющейся структуры стадных отношений испытуемых. Эти данные были подтверждены и дополнены в опытах на макаках резусах и шимпанзе разного возраста в экспедиционных условиях (Фирсов, 1977, 1982). В течение последних 10 лет в зарубежных и отечественных лабораториях резко возрос интерес к проблемам надорганизменной адаптации животных. Исследователей интересует поведение не только изолированной особи, но и поведение ее и других особей в микропопуляции. Интенсивность и диапазон этих работ вселяют уверенность, что описание закономерностей группового (пресоциального) поведения низших и высших обезьян будет способствовать поиску возможностей направленного управления этим поведением. Оно предоставит в руки психоневролога и педагога новые теоретические основы и методы для диагностики, профилактики и терапии патологических отклонений поведения человека.

ЛИТЕРАТУРА

Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. М., 1976. 279 с.

Анохин П. К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса. — Бюл. эксперим. биол. и мед., 1948, т. 26, № 8, с. 81—99.

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 546 с.

Аронович Г. Д., Хотин Б. И. К вопросу о подражании у обезьян (*Macacus rhesus*). — В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы. М.; Л., 1929, т. 3, с. 378—391.

Архангельская Н. А. Об образовании условного рефлекса на время кормления новорожденного ребенка. — В кн.: Опыт изучения регуляции физиологических функций. М.; Л., 1958, т. 4, с. 142—151.

Бакурадзе А. Н., Гугушвили Л. Н., Нанейшвили Т. Л., Бериташвили И. С. Отсроченное поведение и рассудочная деятельность низших обезьян. Тбилиси, 1981. 97 с.

Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.

Бер К. М. История развития животных. Л., 1950. 417 с.

Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. Тбилиси, 1968. 136 с.

Бериташвили И. С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974. 212 с.

Бехтерев В. М. О репродуктивной и сочетанной реакции в движениях. — В кн.: Обозрение психиатрии, неврологии и экспериментальной психологии. СПб., 1908, т. 7, с. 385—398.

Бехтерев В. М. О развитии нервно-психической деятельности в течение первого полугодия жизни ребенка. — Вестн. психол., 1912, т. 7, с. 385—398.

Бехтерева Н. П. Некоторые принципиальные вопросы изучения нейрофизиологических основ психических явлений человека. — В кн.: Глубокие структуры головного мозга человека в норме и патологии. Л., 1966, с. 18—32.

Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1974. 151 с.

Бехтерева Н. П. Роль индивидуально приобретенной памяти в механизмах нормальных и патологических реакций. — В кн.: Механизмы модуляции памяти. Л., 1976, с. 7—14.

Блинков С. М. Количественные определения морфологических структур центральной нервной системы. — В кн.: Морфология человека и животных. М., 1972, т. 5, с. 125—133.

Бунак В. В. Происхождение речи по данным антропологии. — Тр. Ин-та антропологии им. Н. Н. Миклухо-Маклая, 1951, т. 16, с. 205—221.

Бунак В. В. Род *Homo*, его возникновение и последующая эволюция. М., 1980. 326 с.

Быстролетова Г. Н. Образование у новорожденных детей условного рефлекса на время в связи с суточным ритмом кормления. — Журн. высш. нерв. деят., 1954, т. 4, № 5, с. 601—613.

Вавилова Н. М. Влияние гиппокампэктомии на выработку и сохранение следовых и условных рефлексов у собак. — В кн.: Тез. 22-го совещания по проблеме ВНД, посвященного 120-летию И. П. Павлова. Рязань, 1969, с. 43—44.

Вагнер В. А. Возникновение и развитие психических способностей: Начатки знаний. Л., 1924, вып. 1. 51 с.; 1925, вып. 2. 46 с.; вып. 3, 82 с.; вып. 4. 84 с.; 1927, вып. 5. 79 с.; вып. 6. 68 с.; 1928, вып. 7. 50 с.; вып. 8. 72 с.; 1929, вып. 9. 104 с.

Вартанян Г. А. Возможные механизмы реализации управляющих влияний на процессы памяти. — В кн.: Механизмы модуляции памяти. Л., 1976, с. 91—103.

Вартанян Г. А., Гальдинов Г. В. Исследование системных процессов регуляции нервной памяти. — В кн.: Матер. XXV совещ. по пробл. ВНД, посвящ. памяти И. П. Павлова. Л., 1977, вып. 1, с. 108—119.

Вацуро Э. Г. Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе). М., 1948. 334 с.
Вацуро Э. Г. Исследование высшей нервной деятельности человекообразных обезьян. Л., 1957. 54 с.
Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975. 333 с.
Войтонис Н. Ю. Предыстория интеллекта. М.; Л., 1949. 271 с.
Воронин Л. Г. К вопросу об имитационных способностях у низших обезьян.— Физиол. журн. СССР, 1947, т. 33, с. 373—385.
Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей нормальными и поврежденными полушариями головного мозга собаки. М., 1948. 263 с.
Воронин Л. Г. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. Л., 1952. 200 с.
Воронин Л. Г. О некоторых вопросах сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. — Вестн. МГУ, 1955, № 4—5, с. 207—218.
Воронин Л. Г. Сравнительная физиология высшей нервной деятельности. Лекции. М., 1957. 184 с.
Воронин Л. Г. Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности. М., 1965. 383 с.
Воронин Л. Г. Эволюция высшей нервной деятельности. (Очерки) .М., 1977. 128с.
Воронин Л. Г., Коновалов В. Ф. Электрографические следовые процессы и память. М., 1976. 167 с.
Воронин Л. Г., Ширкова Г. И. Имитационные способности у детеныша макаки лапундера. — В кн.: 13-е совещ. по физиол. проблемам, посвящ. памяти И. П. Павлова: Тез. докл. Л., 1948, с. 29—31.
Воронин Л. Г., Ширкова Г. И. О влиянии длительного перерыва в работе на двигательные условные рефлексы обезьяны макака резус. — В кн.: Тр. Сухумск. биол. станции АМН СССР. М., 1949, с. 162—174.
Герасимов В. В. Динамика имитационных условных рефлексов у некоторых морских рыб (треска, сайда, пикша). — ДАН СССР, 1962, т. 146, с. 1456—1458.
Герасимов В. В. Роль имитационных факторов в стадном поведении рыб: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1964. 12 с.
Гершуни Г. В. Звуковая среда и организация функции слуховой системы. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1973, т. 9, с. 406—415.
Гроссман Ф. С. Материалы к физиологии следовых рефлексов: Дис. СПб., 1909. 101 с.
Дерябин В. С. Дальнейшие материалы к физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез: Дис. Пг., 1916. 159 с.
Дмитриев А. С. Итоги десятилетнего изучения условнорефлекторных механизмов восприятия времени. — В кн.: Физиологические механизмы восприятия и оценки времени. Уфа, 1968, с. 3—20.
Добровольский В. М. О пищевых следовых рефлексах: Дис. СПб., 1911. 162 с.
Долин А. О., Палатник С. А. Физиологический анализ простого и сложного навыка обезьян в условиях группового эксперимента. — Архив биол. иаук, 1935, т. 37, вып. 1, с. 113—134.
Дубинин Н. П. Общая генетика. М., 1976. 590 с.
Дубинин Н. П. Биологическое и социальное в человеке. — В кн.: Биологическое и социальное в развитии человека. М., 1977, с. 81—93.
Звегинцев В. А. Теоретическая и прикладная лингвистика. М., 1968. 237 с.
Иорданис К. Н. Сравнительно-физиологические данные о запаздывательном торможении. — Вестн. МГУ, 1962, № 3, с. 33—44.
Касаткин Н. И. Очерк развития нервной деятельности у ребенка раннего возраста. М., 1951. 98 с.
Кац А. И. Формирование метательного акта у низших обезьян и его значение для антропогенеза. — В кн.: Труды VII Международного конгресса антропологических и этнографических наук. М., 1968, с. 425—433.
Кения В. М. Формирование взаимозависимых пищедобывательных реакций у низших обезьян. — Журн. высш. нерв. деят., 1974а, т. 24, с. 863—870.
Кения В. М. Есть ли «альтруизм» у низших обезьян? — Журн. высш. нерв. деят., 1974б, т. 24, с. 1059—1064.

Коган А. Б. Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов. М., 1949. 187 с.
Коган А. Б. Жесткие и нежесткие системы мозга. — В кн.: Проблемы физиологии и патологии ВНД. Л., 1970, с. 39—51.
Кожевников Е. П. Влияние цветности освещения на отсроченные реакции у низших обезьян (макака резус). — ДАН СССР, 1969, т. 180, с. 917—920.
Козаровицкий Л. Б. Некоторые данные о звукоподражании у обезьян в связи с проблемой антропогенеза. — В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.; Л., 1965, с. 43—46.
Кольцова М. М. Двигательная активность и развитие функций мозга ребенка. (Роль двигательного анализатора в формировании высшей нервной деятельности ребенка). М., 1973. 143 с.
Кононова Е. П. Лобная область большого мозга. М., 1962. 176 с.
Кочеткова В. И. Палеоневрология. М., 1973. 241 с.
Кратин Ю. Г. Электрические реакции мозга на тормозные сигналы. Л., 1967. 257 с.
Кратин Ю. Г. Анализ сигналов мозгом. Л., 1977. 239 с.
Кржышковский К. Н. Физиология сельскохозяйственных птиц. Л., 1933. 215 с.
Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977. 270 с.
Кряжев В. Я. Изучение условных рефлексов в обстановке коллективного эксперимента. — В кн.: Тр. III Всесоюз. съезда физиологов. Л., 1928, с. 311.
Кряжев В. Я. Объективное изучение высшей нервной деятельности в обстановке коллективного эксперимента. — В кн.: Высшая нервная деятельность. М., 1929, т. 1, с. 248—259.
Кряжев В. Я. Пищевые рефлексы «стадного характера». — Физиол. журн. СССР, 1935, т. 18, с. 683—695.
Кряжев В. Я. Индивидуально-стадный метод изучения условных рефлексов у обезьян. — Бюл. эксперим. биол. и мед., 1940, т. 10, с. 365—378.
Кряжев В. Я. Высшая нервная деятельность животных в условиях общения. М., 1955. 236 с.
Кряжев В. Я. Рефлексы общения, их механизмы и эволюционное значение. — В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.; Л., 1965, с. 47—50.
Ладыгина-Котс Н. Н. Исследование познавательной способности шимпанзе. М.; Пг., 1923. 498 с.
Ладыгина-Котс Н. Н. Дитя шимпанзе и дитя человека. М., 1935. 596 с.
Ладыгина-Котс Н. Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян (шимпанзе). М., 1959. 399 с.
Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972. 182 с.
Ливанов М. Н. Нейронные механизмы памяти. — Усп. физиол. наук, 1975, т. 6, № 3, с. 66—78.
Ливанов М. Н., Раева С. Н. Микроэлектродное изучение нейрональных механизмов произвольной мнестической деятельности человека. — В кн.: Механизмы модуляции памяти. Л., 1976, с. 14—25.
Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность. Л., 1961, т. 1, с. 3—21.
Лобашев М. Е. Генетика: Курс лекций. Л., 1963. 489 с.
Лобашов М. Е., Савватеев В. Б. Физиология суточного ритма животных. М.; Л., 1959. 259 с.
Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга. М., 1962. 432 с.
Лурия А. Р. Высшие корковые функции человека и их нарушения при локальных поражениях мозга. М., 1969. 504 с.
Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. М., 1973. 374 с.
Майоров Ф. П. Условные следовые рефлексы у обезьян макак лапундра. — Архив биол. наук, 1933, т. 33, с. 723—735.
Майоров Ф. П. Материалы по сравнительному изучению высшей нервной

деятельности у высших и низших обезьян. — Физиол. журн. СССР, 1935, т. 19, с. 781—792.
Майоров Ф. П., Фирсов Л. А. О динамической стереотипии у антропоидов (шимпанзе). — Журн. высш. нерв. деят., 1956, т. 6, с. 20—29.
Майоров Ф. П., Фирсов Л. А. Экспериментальное исследование праворукости у шимпанзе. — В кн.: Проблемы физиологии центральной нервной системы. М.; Л., 1957, с. 343—351.
Мальцев В. П. О звуковой сигнализации у капуцинов. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1970, т. 6. с. 64—73.
Меринг Т. А., Мухин Е. И. Условные рефлексы на время и на наличные раздражители после экстирпации теменной области коры у собак. — Журн. высш. нерв. деят., 1978, т. 28, с. 700—709.
Михеев В. Ф., Артемчук М. Л. Роль генотипических факторов в проявлениях некоторых поведенческих реакций человека. — В кн.: Материалы XII съезда Всесоюз. физиол. об-ва им. И. П. Павлова. Тбилиси, 1975, т. 1, с. 90—102.
Мордвинов Е. Ф. Влияние электростимуляции префронтальной коры и гиппокампа на отсроченный выбор у обезьян. — Журн. высш. нерв. деят., 1976, т. 26, с. 30—36.
Мордвинов Е. Ф. Влияние последовательной электростимуляции различных областей мозга на отсроченный пространственный выбор у обезьян. — Журн. высш. нерв. деят., 1979, т. 29, с. 359—365.
Нестурх М. Ф. Мальчик, живший в стаде павианов. — Наука и жизнь, 1946, № 1, с. 60—63.
Нестурх М. Ф. Происхождение человека. М., 1970. 438 с.
Новоселова С. Л. Сравнительный анализ формирования опосредованной деятельности у приматов путем самостоятельного опыта и подражания. — В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.; Л., 1965, с. 70—81.
Образцова Г. А. Об этапности развития поведения в онтогенезе млекопитающих. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1967, т. 3, с. 572—576.
Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности: Лекции и доклады. М.; Л., 1949. 801 с.
Орлов И. В. К вопросу об имитационных рефлексах у рыб. — Уч. записки ЛГУ, 1958, т. 45, № 239, с 101—111.
Павлов И. П. (1923). Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951, т. 3, кн. 1. 392 с.; кн. 2. 438 с.
Павлов И. П. (1926). Лекции о работе больших полушарий головного мозга. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951, т. 4. 451 с.
Павлов И. П. (1931). О работе в обезьяннике. — В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 1, с. 154.
Павлов И. П. (1932). О двигательных условных рефлексах. — В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 1, с. 260—261.
Павлов И. П. (1933а). О высоте развития исследовательского рефлекса у обезьян. — В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 2, с. 68—69.
Павлов И. П. (1933б). О психастении и истерии. О связи клиники и лаборатории. Роль двигательного анализатора в эволюции высших животных. — В кн.: Павловские клинические среды. М.; Л., 1954, т. 1, с. 256—261.
Павлов И. П. (1933в). Причинность ранее образованных условных связей. В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 1, с. 296—297.
Павлов И. П. (1934а). Значение длительных перерывов на восстановление старых условных связей. — В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 2, с. 494—495.
Павлов И. П. (1934б). К вопросу о взаимодействии новых временных связей с выработанными ранее. — В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 2, с. 527—529.
Павлов И. П. (1934в). Опыты с человекообразными обезьянами. — В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 2, с. 385—389.
Павлов И. П. (1935). О положении Кёллера и собственных наблюдениях. —

В кн.: Павловские среды. М.; Л., 1949, т. 3, с. 16—17.
Певзнер М. С. Особенности поведения детей и подростков с недоразвитием передних отделов коры полушарий головного мозга. — В кн.: Тез. докл. 3-го Всесоюз. съезда психологов. Киев, 1968, т. 3, с. 437—438.
Пименов П. П. Особая группа условных рефлексов: Дис. СПб., 1907. 88 с.
Подкопаев Н. А. Материалы к вопросу о высшей нервной деятельности человекообразных обезьян. — Физиол. журн. СССР, 1933, с. 16, с. 879—891.
Поляк Л. Я. Влияние внутренних органических состояний на дифференцированные двигательные условные рефлексы, образованные у шимпанзе на разные виды пищи. — В кн.: Вопросы физиологии. Киев, 1953, вып. 4, с. 67—75.
Попов Н. А. К учению о поведении животных по опытам над птицами. — В кн.: Тр. Гос. ин-та эксперим. ветерин. М., 1930, т. 6, № 3, с. 30—33.
Поршнев Б. Ф. О чем говорят эти факты? — Знание — сила, 1955, № 11, с. 20.
Поршнев Б. Ф. О начале человеческой истории. Проблемы палеопсихологии. М., 1974. 426 с.
Праздникова Н. В., Фирсов Л. А. Взаимоотношение двигательного и голосового компонентов условной реакции у обезьян (капуцинов) при переделке одного из членов цепного раздражителя. — Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 1953, т. 11, с. 306—315.
Промтов А. Н. Голосовая имитация воробьиных птиц как одно из специфических свойств их высшей нервной деятельности. — ДАН СССР, 1944, т. 45, с. 278—283.
Промтов А. Н. Опыт классификации имитационных явлений на основе экспериментального изучения поведения птиц. — Физиол. журн. СССР, 1947, т. 33, с. 595—606.
Промтов А. Н. Очерки по проблеме адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л., 1956. 311 с.
Пэн Р. М. Образование новых условных связей у детей путем подражания. — В кн.: На пути к изучению высших форм нейродинамики ребенка. М., 1934, т. 4, с. 78—89.
Рогинский Г. З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л., 1948. 203 с.
Рожанский Н. А. Очерки по физиологии нервной системы. Л., 1957. 362 с.
Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922. 54 с.
Семенов С. А. Очерки развития материальной культуры и хозяйства палеолита. — В кн.: У истоков человечества. М., 1964, с. 152—190.
Сеченов И. М. (1866). Рефлексы головного мозга. — Избр. произв. М.; Л., 1952, т. 1, с. 7—127.
Сеченов И. М. (1873). Кому и как разрабатывать психологию.— Избранные произведения. М.; Л., 1952, т. 1, с. 172—267.
Симонов П. В. О сложных формах мотивации поведения животных. — Усп. физиол. наук, 1970, т. 1, вып. 2, с. 157—176.
Симонов П. В. Эмоциональный мозг: Физиология. Нейроанатомия. Психология эмоций. М., 1981. 215 с.
Смирнов В. М. Электрическая стимуляция мозга человека и функциональная анатомия психической деятельности. — В кн.: Нейрофизиологические механизмы психической деятельности человека. Л., 1974, с. 214—226.
Смирнов Д. И. Участие условных рефлексов на время в системной работе больших полушарий. — В кн.: Физиологические механизмы восприятия и оценки времени. Уфа, 1968, с. 91—102.
Стукова М. М. Дальнейшие материалы к физиологии времени как условного возбудителя слюнных желез: Дис. СПб., 1914. 184 с.
Суворов Н. Ф., Таиров О. П. Психофизиологические механизмы избирательного внимания. Л., 1985. 206 с.
Суворов Н. Ф., Фирсов Л. А. Приматологический аспект в сравнительно-физиологическом изучении поведения. — В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. Л., 1975, с. 87—106.
Счастный А. И. О физиологических механизмах выбора и «сигнализации»

у человекообразных обезьян (шимпанзе). — В кн.: Физиологические основы сложных форм поведения. М.; Л., 1963, с. 77—79.
Счастный А. И. Сложные формы поведения антропоидов. Л., 1972. 186 с.
Счастный А. И., Фирсов Л. А. Физиологический анализ средств взаимодействия обезьян в групповом опыте. — ДАН СССР, 1961, т. 141, с. 1264—1268.
Счастный А. И., Фирсов Л. А. Исследование взаимоотношений пищевой и ориентировочно-исследовательской деятельности у шимпанзе в групповом опыте. — В кн.: Вопросы физиологии, экспериментальной патологии и радиобиологии. Сухуми, 1965, с. 17—27.
Тих Н. А. Стадная жизнь обезьян и средства их общения в свете проблемы антропогенеза: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Л., 1950. 52 с.
Уланова Л. И. Формирование у обезьян условных знаков, выражающих потребность в пище. — В кн.: Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте. Киев, 1950, с. 132—134.
Урысон М. И. Истоки семейства гоминид и филогенетическая дифференциация высших приматов. — В кн.: Человек, эволюция и внутривидовая дифференциация. М., 1972, с. 9—22.
Фабри К. Э. Орудийные действия животных. М., 1980. 62 с.
Федоров В. К. К вопросу о подражании у мышей. — В кн.: Сложные формы поведения. М.; Л., 1965, с. 96—102.
Феокритова Ю. П. Время как условный возбудитель слюнной железы: Дис СПб., 1912. 171 с.
Фирсов Л. А. Осциллографическое исследование голосовых реакций обезьян. — Физиол. журн. СССР, 1954, т. 15, с. 18—22.
Фирсов Л. А. Голосовая реакция как средство адаптации у человекообразных обезьян (шимпанзе). — Вопр. антропол., 1960, вып. 2, с. 19—29.
Фирсов Л. А. Характеристика следовых (отсроченных) реакций у шимпанзе. — Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, 1962, т. 10, с. 152—159.
Фирсов Л. А. Сравнение следового подражания со следовыми условными рефлексами у шимпанзе. — Вопр. антропол., 1963, № 13, с. 52—62.
Фирсов Л. А. Физиологическое изучение голосовых реакций у высших и низших обезьян. — В кн.: Тез. докл. VII Междунар. конгр. антропол. и этногр. наук. М., 1964, с. 95—96.
Фирсов Л. А. Голосовое поведение у низших и высших обезьян. — Вопр. психол., 1970, № 3, с. 113—125.
Фирсов Л. А. Память у антропоидов. Физиологический анализ. Л., 1972. 231 с.
Фирсов Л. А. Экспериментальное изучение функции обобщения у человекообразных обезьян (шимпанзе). — Вопр. антропол., 1974, № 47, с. 87—96.
Фирсов Л. А. Переменный лабиринт: Новый способ изучения сложного поведения человекообразных обезьян. — Вопр. антропол., 1975, № 50, с. 183—192.
Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977. 160 с.
Фирсов Л. А. И. П. Павлов и экспериментальная приматология. Л., 1982. 155 с.
Фирсов Л. А. Довербальный язык обезьян. — Журн. эволюц. биохим. и физиол., 1983, т. 19, с. 381—389.
Фирсов Л. А., Воронова М. Л., Заркешев Э. Г., Левкович Ю. И., Мордвинов Е. Ф., Никитин В. С., Чиженков А. М. Механизмы условнорефлекторного и отсроченного поведения у обезьян. Л., 1979. 220 с.
Фирсов Л. А., Знаменская А. Н., Мордвинов Е. Ф. К вопросу о функции обобщения у обезьян (физиологический аспект). — ДАН СССР, 1974, т. 216, с. 949—952.
Фирсов Л. А., Никитин В. С. Память и обобщение как формы адаптивной деятельности мозга обезьян. — В кн.: 14-й съезд Всесоюзного физиологического общества им. И. П. Павлова. Л., 1983, т. 2, с. 102—103.
Фирсов Л. А., Плотников В. Ю. Голосовое поведение антропоидов. Л., 1981, 154 с.
Фридман Э. П. Лабораторный двойник человека. М., 1972. 198 с.
Фурсиков Д. С. О соотношении процессов возбуждения и торможения. — Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1924, т. 1, вып. 1, с. 3—10.

Фурсиков Д. С. Изучение поведения и локализации функций коры мозга у обезьян по методу условных рефлексов. — Тр. 2-го Всесоюзного съезда физиологов. Л., 1926, с. 177—178.

Хананашвили М. М. Механизмы влияния эмоции на условнорефлекторную форму проявления памяти в норме и патологии. — В кн.: Механизмы модуляции памяти. Л., 1976, с. 64—75.

Хильченка А. Е. Образование элементарных и сложных навыков у низших обезьян. — В кн.: Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте. Киев, 1950, с. 91—121.

Хотин Б. И. К вопросу о генезисе подражания у животных. — Тр. Гос. ин-та по изуч. мозга им. В. М. Бехтерева, 1947а, т. 3, № 3, с. 35—56.

Хотин Б. И. К вопросу о фило- и онтогенезе подражания у позвоночных животных. — Тр. Гос. ин-та по изучению мозга им. В. М. Бехтерева, 1947б, т. 18, с. 126—138.

Хрустов Г. Ф. О системе категорий экологической жизнедеятельности. — Вопр. антропол., 1976, № 52, с. 53—65.

Черниговская Н. В., Цукерман А. С., Мовсисянц С. А. Адаптивное биоуправление при некоторых хронических заболеваниях нервной системы. — Бюл. эксперим. биол. и мед., 1974, т. 77, с. 1—8.

Чумак В. И. Влияние перерыва в опытах на условные рефлексы у карасей, голубей и кроликов. — Научные докл. высш. школы. Биол. науки, 1958, т. 1, № 5, с. 93—105.

Шастин Н. Р. К физиологии дифференцирования условных тормозов у детей. — Казанский мед. журн., 1925, т. 3, с. 288—297.

Шевченко Ю. Г. Эволюция коры мозга приматов и человека. М., 1971. 463 с.

Ширкова Г. И. Значение подражательных реакций для становления и функционирования различных сложных форм условнорефлекторной деятельности. — В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.; Л., 1965, с. 88—97.

Штодин М. П. Новые данные в изучении высшей нервной деятельности. — В кн.: Тезисы докл. 9-го совещания по физиологическим проблемам. М.; Л., 1941, с. 102—104.

Штодин М. П. Материалы к вопросу о высшей нервной деятельности человекообразных обезьян (шимпанзе). — Тр. Ин-та эволюц. физиол. и патол. ВНД им. И. П. Павлова, 1947, т. 1, с. 171—183.

Шустин Н. А. Голосовые реакции животных как форма сигнальной деятельности. — В кн.: Тр. Физиол. лаборатории им. акад. И. П. Павлова. Л., 1949, т. 16, с. 217—226.

Шустин Н. А. Физиология лобных долей головного мозга. Л., 1959. 223 с.

Шустин Н. А. К физиологическому механизму подражания у собак. — В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. М.; Л., 1965, с. 92—101.

Якимов В. П. Ближайшие предшественники человека. — В кн.: У истоков человечества. М., 1964, с. 52—82.

Baldwin J. The individual and society. London, 1911a. 271 p.

(*Baldwin J.*) *Болдуин Дж.* Духовное развитие детского индивидуума и человеческого рода. М., 1911b. 382 с.

Baxter B. L. Effect of visual deprivation during postnatal maturation of the electroencephalogramm of the cat. — Exp. Neurol., 1966, vol. 14, p. 224—234.

Beck B. B. Cooperative tool use in captive hamadryas baboons. — Science, 1973, vol. 182, p. 594—602.

Bernstein I. S. Response to nesting materials of mild-born and captiveborn chimpanzees. — Anim. Behav., 1962, vol. 10, p. 3—7.

Bierrens de Haan J. A. Die tierischen Instinkte und ihr Umban durch Erfahrungeine Eintührung in die allgemeine Tierpsychologie. Leiden, 1940. 478 S.

Bingham H. C. Sex development in Apes. — Comp. Psychol. Monogr., 1922, vol. 5, p. 1—15.

Bingham H. C. Selective transportation by chimpanzees. — Comp. Psychol. Monogr., 1929, vol. 5, p. 45—50.

(*Bruwer S.*) *Брюэр С.* Шимпанзе горы Ассерик. М., 1982. 215 с.
(*Bünning E.*) *Бюннинг Э.* Ритмы физиологических процессов (физиологические часы). М., 1961. 184 с.
Carpanter C. R. A field study in siani of the behavior and social relations of the Gibbon (*Hylobates* Lar). — Comp. Psychol. Monogr., 1940, vol. 16, p. 3—15.
Carpenter C. R. A field study of the behaviour and social relations of howling monkeys (*Alouatta paltiata*). — In: Naturalistic behavior of non-human primates. Pensylvania, 1964, p. 24—38.
Carr H. A. The alternation problem. — J. Anim. Behav., 1917, vol. 7, p. 365—381.
(*Chauvin R.*) *Шовен Р.* Поведение животных. М., 1972. 487 с.
Church R. M. The procedures for the establishment of «imitative behaviour». — J. Comp. Psychol., 1957, vol. 50, p. 315—322.
Cianci S. N. Effects of cortical and subcortical stimulations on delayed response in monkeys. — Exp. Neurol., 1965, vol. 11, p. 104—123.
Cowles J. T. Food-tokens as incentives for learning by chimpanzees. — Comp. Psychol. Monogr., 1937, vol. 14, p. 96—121.
Crawford M. P. The cooperative solving of problems by young chimpanzees. — Comp. Psychol. Monogr., 1937, vol. 14, p. 88—90.
Crawford M. P. Cooperative solution by chimpanzees of a problem requiring serial responses to color cues. — J. Soc. Psychol., 1941, vol. 13, p. 259—271.
Crawford M. P., *Spence K. W.* Observational learning of discrimination problems by chimpanzees. — J. Comp. Psychol., 1939, vol. 27, p. 133—152.
Crook J. H. Cooperation in primates. — Eugen. Rev., 1966, vol. 58, p. 272—278.
Darby C. L., *Rioppel A. J.* Observational laerning in the rhesus monkey. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1959, vol. 52, p. 94—99.
Dart R. A. The osteodontokeratic culture of *Australopithecus promentheus*. — Transvaal Mus. Mem. Pretoria, 1957, vol. 19, p. 32—43.
(*Darwin Ch., 1871*) *Дарвин Ч.* Происхождение человека и половой отбор. Илл. собр. соч. М., 1908, т. 5. 390 с.
(*Darwin Ch., 1872*) *Дарвин Ч.* О выражении душевных движений у человека и животных. — Илл. собр. соч. М., 1908, т. 3. 211 с.
(*Darwin Ch., 1881*) *Дарвин Ч.* Наблюдения над жизнью ребенка. СПб., 1881. 24 с.
Drever J. Instinct in man. — In: A contribution to the psychology of education. Cambridge, 1921, p. 234—248.
Fady J. S. Absence de type instrumental en milieu naturel chez Papio Papio. — Behaviour, 1972, vol. 43, p. 157—166.
Finch G. Chimpanzee handedness. — Science, 1941, vol. 94, p. 117—123.
Fouts R. S. Acquisition and testing of gestural signs in young chimpanzees. — Science, 1973, vol. 180, p. 978—980.
Fox M. W. Integrative development of brain and behavior in the dog. Chicago; London, 1971. 390 p.
Fuller J. L., *Thompson W. R.* Behavior genetics. New York; London, 1961. 396 p.
Gardner B. T., *Gardner R. A.* Two-way communication with an infant chimpanzee. — In: Behavior of non-human primates. New York, 1971, p. 117—184.
Garrison K. C. Growth and development. New York, 1952. 559 p.
Goodall J. My life among wild chimpanzees. — Nat. Georg. Mag., 1963, vol. 125, p. 273—285.
Goodall J. Tool-using and aimed throwing in a communiti of free-leving chimpanzees. — Nature, 1964, vol. 201, p. 127—139.
Goodall J. Chimpanzees of the Gombe strem reserve. — In: Primate behavior. New York, 1965, p. 425—441.
Guernsey M. Eine genetische Studie über Nachahmung. — Z. Psychol., 1928, Bd 3, S. 107—119.
Haggerty M. E. Imitation in monkeys. — J. Comp. Neurol. and Psychol., 1909, vol. 19, p. 337—349.
Hall K., *De Vore J.* Baboon social behaviour. New York, 1965, p. 1—15.

Harlow H. F. Biological und biochemical basic of behavior. Madison, 1958. 476 p.
Hayes C. The ape in our house. New York, 1951. 152 p.
Hayes K. J., *Hayes C.* The intellectual development of a homeraiced chimpanzee. — Proc. Amer. Philos. Cos., 1951, vol. 95, p. 105—119.
Hayes K. J., *Hayes C.* Imitation in a home-raised chimpanzee. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1952, vol. 45, p. 445—460.
Hebb D. O. The organization of behavior. A neuropsychological theory. New York; London, 1949. 335 p.
(*Hinde R. S.*) *Хайнд Р.* Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975. 855 с.
Humphrey G. Imitation and cinditioned reflex. — Pedag. Sem., 1921, vol. 28, p. 1—12.
Hunter W. S. The delayed reaction in animal and children. — Behav. Monogr., 1913, vol. 2, p. 1—86.
Hunter W. S. The delayed reaction in a child. — Psychol. Rev., 1917, vol. 24, p. 74—95.
Jasper H., *Shaggas C.* Conditioning the occipital alpha rhythm in man. — J. Exp. Psychol., 1941, vol. 28, p. 373—385.
Jay P. The common laugur of north India. — In: Primate behavior. New York, 1965, p. 120—135.
Kellog W. H., *Kellog L. A.* The ape and the child. The study of environmental influence upon early behavior. New York; London, 1933. 318 p.
Kellog W. H. Communication and language in the home-raised chimpanzee. — Science, 1968, vol. 162, p. 423—427.
Kinneman A. S. Mental life of two *macacus rhesus* monkeys in captivity. — Amer. J. Psychol., 1902, vol. 13, p. 98—121.
Köhler W. The mentality of apes. New York, 1925. 319 p.
(*Köhler W.*) *Кёлер В.* Исследование интеллекта человекообразных обезьян. М., 1930. 421 с.
(*Konorski J.*) *Конорский Ю.* Являются ли отсроченные реакции следовыми условными рефлексами? — Физиол. журн. СССР, 1960, т. 46, с. 244—249.
(*Konorski J.*) *Конорский Ю.* Интегративная деятельность мозга. М., 1970. 412 с.
Koortlandt A. New perspectives on ape and human evolution. — Curr. Anthropol., 1974, vol. 15, p. 27—36.
Koortlandt A., *Koij M.* Protohominid behaviour in primates. — In: Sympos. Zool. Soc. London, 1963, vol. 10, p. 61—74.
Krech D., *Rosenzweig M. R.*, *Bennet E L.*. Effect of environmental complexity aimetraining on brain chemistry. — J. Comp. and Physiol. Psychol., 1969, vol. 53, p. 509—521.
Lashley K. S. The effect strychnine and coffeine upon rate learning. — J. Anim. Behav., 1917, vol. 7, p. 141—152.
(*Lawick-Goodall J.*) *Лавик-Гудолл Дж.* В тени человека. М., 1974. 206 с.
Leakey M. D. Oldval gorge excavations in beds 1 and 11 1960—1963. Cambridge, 1971. 354 p.
(*Lilly G.*) *Лилли Дж.* Человек и дельфин. М., 1965. 160 с.
(*Linden E.*) *Линден Ю.* Обезьяны, человек и язык. М., 1981. 272 с.
Lorenz K. Über die Bildung des Instinktbegriffes. — Naturwissenschaften, 1937, Bd 25, S. 289—325.
Miller N. E., *Dolard J.* Social learning and imitation. New Haven, 1941. 223 p.
Morris D. The biology of art. London, 1962. 176 p.
Morris D. Primate ethology. Chicago, 1967. 374 p.
Munn N. I. Handbook of physiological research on the rat. Boston, 1950. 457 p.
Napier J. R. Evolutionary aspects of primate locomotion. — Amer. J. Physiol. Anthropol., 1967, vol. 37, p. 97—105.
Nissen H. W. A field study of chimpanzee. Observations of chimpanzee behavior and environment in Western French Guinea. — Comp. Psychol. Monogr., 1931, vol. 3, p. 105—122.

Nissen H. W. The ape colony in Florida. — Anim. Kingd., 1944, vol. 47, p. 123—141.
Patterson F. G. The gestures of a gorrila: language acquisition in another pongid. — Brain and Lang., 1978, vol. 5, p. 72—97.
(*Penfield W.*) *Пенфилд У.* Толковательная (интерпретация) деятельность мозга. — Вестн. АН СССР, 1959, № 12, с. 22—35.
Penfield W., Jasper H. Epilepsy and the functional anatomy of the human brain. Boston, 1954. 350 p.
Premack A. T., Premack D. Teaching language to an ape. — Science, 1972, vol. 227, p. 92—99.
Robinson J. T. Early hominid posture and locomotion. Chicago, 1972. 420 p.
Rowell T. E. The concept of social dominance. — Behav. Biol., 1974, vol. 11, p. 131—144.
Rumbaugh D. M. Lana learns language. — Yerks Newsletter, 1974, vol. 11, p. 2—7.
Scalet M. The significance of delay reactions in young children. — Comp. monogr., 1931, vol. 7, p. 1—82.
(*Schaller D.*) *Шаллер Д.* Год под знаком гориллы. М., 1968. 245 с.
Shepherd J. F. Observations on the preferential use of the right and left hands by monkeys. — J. Anim. Behav., 1913, vol. 3, p. 140—148.
Singh J. A. L., Zingg R. M. Wolf-children and feral man. New York; London, 1942. 295 p.
Southwick C. H., Beg M. A., Siddigi M. F. Rhesus monkeys in North India. — In: Primat behavior. New York, 1965, p. 45—57.
Tembrock G. Tierstimmen. Eine Einführung in die Bioakustik. Ziemsen, 1959. 285 S.
Thorndike E. A. The mental life of monkeys on experimental study. — Psychol. Rev. Monogr. Suppl., 1901, vol. 15, p. 27—32.
Thorpe W. H. Learning and instinct in animals. — London, 1963. 340 p.
(*Tinbergen N.*) *Тинберген Н.* Поведение животных. М., 1969. 319 с.
Tinklepaugh A. L. An experimental study of representative factors in monkeys. — J. Comp. Psychol., 1928, vol. 8, p. 197—220.
Tobias P. V. Cultural hominization among the eartiest *African Pliestocene Hominids.* — Proc. Prehist. Soc., 1968, vol. 1, p. 33—34.
Vallois H. V. Les enfants-loups. — Nature, 1955, p. 11—23.
Watson I. B. Imitation in monkeys. — Psychol. Bull., 1908, vol. 5, p. 169—175.
Watson I. B. Behaviour. An introduction to comparative psychology. New York, 1914. 490 p.
Williams J. B. Tool use in nonhuman primates. Washington, 1978. 372 p.
Wilson E. O. Animal communication. — Sci Amer., 1972, vol. 227, p. 53—67.
Wolfe J. B. Effektiviness of xoken-rewards for chimpanzees. — Comp. Psychol. Monogr., 1936, vol. 12, p. 72—97.
Wolfle D. L., Wolfle H. M. The development of cooperative behaviour in monkeys and young children. — Science, 1939, vol. 55, p. 137—149.
Yerkes R. M. Provision for the study of monkeys and apes. — Science, 1916, vol. 43, p. 12—43.
Yerkes R. M. The mind of a gorilla. Part 11. Mental development. — Genet. Psychol. Monogr., 1927a, vol. 2, p. 375—394.
Yerkes R. M. The mind of a gorilla. — Genet. Psychol. Monogr., 1927b, vol. 21, p. 1—49.
Yerkes R. M. The mind of a gorilla. Part III. Memory. — Comp. Psychol. Monogr., 1928, vol. 5, p. 92—114.
Yerkes R. M. Chimpanzees, a laboratory colony. New Haven, 1943. 590 p.
Yerkes R. M., Yerkes A. W. The great apes: a study of anthropoid life. New Haven, 1929. 320 p.
Yerkes R. M., Yerkes A. W. Social behaviour in infrahuman primates. — In: A handbook of social psychology. Rocester, 1935, p. 31—135.
Young K. An introductory sociology. New York, 1934. 371 p.
Zuckerman S. The social life of monkeys and apes. New York; London, 1932. 428 p.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

СООТНОШЕНИЕ ФИЗИКО ХИМИЧЕСКОГО, ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО И ПСИХИЧЕСКОГО В ИЗУЧЕНИИ ПОВЕДЕНИЯ

Читателю, который интересуется поведением, а тем более сам стремится исследовать его механизмы, вряд ли стоит подчеркивать значимость биофизических и биохимических подходов и особенно современных открытий молекулярной биологии в понимании отдельных закономерностей поведения.

Все более активное проникновение точных наук — физики, химии, математики, кибернетики — в сферу понятий биологии поведения, естественно, ставит перед исследователем ряд принципиальных методологических проблем.

Если под поведением понимать активность живой системы, направленную на удовлетворение преобладающей биологической или социальной потребности, т. е. в конечном счете на выживание индивидуума или вида, то любой современный экспериментальный подход, нацеленный на познание глубинных механизмов поведения, неизбежно вынуждает исследователя искать или строить упрощенные модели. Такие упрощенные модели легче подвергаются количественному анализу, а следовательно, скорее могут быть использованы в целях физико-химического анализа. Иными словами, *принцип разумного редукционизма* постоянно сопровождает многочисленные попытки применить средства точных наук для изучения такой интегративной функции живого, как поведение. Таковы элементарные рефлексы, или отраженные действия, Декарта, с помощью которых он пытался объяснить духовное, психическое начало. Резко выраженную механистичность философского направления, именуемого картезианством, убедительно подчеркнул А. А. Ухтомский. Он писал, что картезианское понимание рефлекса переводит физиологическое явление на язык физики, уподобляет движение импульсов в мозге отражению света от рефлектора. Картезианство стремилось «обратить все миропонимание в конечном счете в геометрию, довести науку рано или поздно до состояния „универсальной геометрии“» (Ухтомский, 1954, с. 165). Конечно же, разумный редукционизм руководил И. П. Павловым, который вычленил условные рефлексы как наиболее простой элемент целостного поведения высших животных и человека. Успехи современной биофизики и биохимии побуждают

к еще более изощренному редукционизму в физиологии поведения, к поиску еще более упрощенных моделей. Поэтому и неудивителен столь пристальный интерес многих ученых к так называемым простым нервным сетям, характерным, например, для моллюсков. Многие моллюски стали излюбленными объектами, на примере которых изучаются клеточные основы поведения (Kandel, 1980) с их физико-химическими закономерностями.

Не менее продуктивным оказался и другой путь исследования механизмов поведения, а именно создание в сложных нервных сетях так называемых клеточных аналогов условного рефлекса, привыкания как элементов обучения и памяти. Такой разумный редукционизм открыл двери для тщательного исследования физико-химических процессов, лежащих в основе функциональных сдвигов на синаптическом и субклеточном уровнях.

Неизбежность подобного физиологического редукционизма поставила под обстрел критики ряд крупных достижений современной биологии поведения. Не будем уже вспоминать критику картезианства, однако укажем, что даже павловская идеология до сих пор является объектом серьезных критических выступлений. Их авторы упрекают И. П. Павлова и его последователей в сведении всего многообразия поведенческих адаптаций высших животных и человека к элементарным (модельным!) условным и безусловным рефлексам. Активно используя различные модификации условнорефлекторных методик, критики павловских идей не замечают, что И. П. Павлов придерживался *принципов несводимости* всего громадного здания поведения к тем кирпичикам, которые именовал слюнными условными рефлексами. «Было бы неоправдываемою претензией утверждать, что двумя описанными общими механизмами (временной связи и анализаторов, — *А. Б.* и *Г. К.*) исчерпывается раз навсегда вся высшая нервная деятельность высшего животного» (Павлов, 1951, с. 124).

Таким образом, разумный редукционизм есть вполне оправданный путь процесса познания физиологических механизмов поведения. Успехи современной биофизики и биохимии столь значительны, что создалось впечатление об отсутствии принципиальных ограничений в познании средствами физики и химии сущности мозговых механизмов поведения. Здесь и значение избирательной проницаемости мембран к определенным ионам, и общее изменение импеданса нервной ткани при обучении, и роль отдельных внутримозговых пептидов в процессах памяти, и многое другое. И. А. Рыбин в своей недавней книге «Методологические вопросы биофизики» (1985) очень удачно, на наш взгляд, подчеркивает, что «принципы и законы, управляющие живой материей, качественно несводимы к физико-химическим взаимодействиям» (с. 11). Например, из физико-математического объяснения генеза потенциалов действия никак не следует, что они являются носителями информации. Это становится ясным только из интегративной деятельности нервной системы. Справедливой критике были подвергнуты так называемые химические теории памяти, авторы ко-

торых допускали возможность записи внешней информации на молекулах циклических нуклеотидов с возможностью их экстрагирования из мозга обученных животных и переноса в неискаженном виде в мозг «наивных» животных. Мы хорошо представляем, что суть деятельности нервной системы не в физической или химической природе протекающих в ней процессов, а в оперировании информацией, не сводимой к ее физическим носителям. Заключая, И. А. Рыбин дает определение биофизики как естественнонаучному направлению, целью которого является рациональное объяснение диалектической связи физико-химического и биологического аспектов живой материи (с. 31). «Образно говоря, для построения здания биофизики физика и химия должны быть строительным материалом, а биология — архитектором и конструктором» (Рыбин, 1985, с. 31). Значит, принимая необходимость тонкого физико-химического анализа механизмов работы нервной системы, исследователь постоянно должен иметь в виду и наличие сугубо физиологических законов управления поведением живой системы. Каждый из уровней организации живой системы характеризуется специфичными для него закономерностями, являющимися механизмами для более высокого уровня и основанными на механизмах более низкого. Поэтому, ставя вопрос о физико-химических основах биологии вообще и нейробиологии в частности, по-видимому, не следует упускать из вида и специфичность тех уровней организации систем, основами которых физико-химические процессы могут являться. Исследуя активность отдельных нейронов, мы приближаемся к пониманию организации звеньев нейронной сети, для прямого экспериментального изучения взаимосвязанной и целостной деятельности которых требуется создание принципиально новых методов определения пространственно-временнóго распределения реагирующих нейронов в их совокупности с помощью определенных сканирующих устройств. В качестве основных свойств живых систем рассматриваются адекватность реагирования, специфичность реакции и способность ее к адаптации, т. е. к коррекции по ходу осуществления. Наличие именно этих свойств и делает поведение живых организмов в высшей степени пластичным и целесообразным. Этот *принцип целесообразности* поведения животных всегда поражал древних ученых-естествоиспытателей и создавал почву для теологических построений о наличии наряду с телесным и духовного, разумного начала. Применительно к поведению мы привыкли говорить о целенаправленности поведенческих актов. И по-видимому, справедливо замечание В. Б. Швыркова (1978) о том, что в процессе эволюции отбирались и структурно фиксировались только целенаправленные формы активности организмов. Поэтому поведенческие акты принципиально не могут быть нецеленаправленными. Еще И. М. Сеченов писал: «Жизненные потребности родят хотения, и уж эти ведут за собой действия; хотение будет тогда мотивом или целью, а движение — действием или средством достижения цели. Без хотения как мотива или импульса движение было бы вообще

бессмысленно» (Сеченов, 1952, с. 516). Признавая наличие как внешних, так и внутренних детерминант поведения, П. В. Симонов (1979б) развивает потребностно-информационный подход к исследованию целостных поведенческих актов, рефлекторных по своей природе и управляемых как активно (внутренними факторами), так и реактивно (внешними факторами среды).

Кризис в науке о поведении возник в результате развития новых областей знания: психофизики и экспериментальной психологии. В построениях некоторых психологов и биологов это направление получило название психофизического параллелизма. Крупнейшие представители физиологии (Шеррингтон, Экклс, Гранит), изучавшие элементарные реакции и процессы мозга, попадали во власть дуалистических представлений при попытках объяснить природу целостного поведения. Еще Дюбуа-Реймон в качестве одной из семи принципиально неразрешимых мировых загадок указал на возникновение психических процессов. Основатель экспериментальной психологии Вундт считал, что физиологическими исследованиями невозможно проникнуть в тайну психики потому бишь, что психические процессы развиваются параллельно телесным и не определяются ими. Эта идея делала бессмысленным накопление физиологических фактов с попыткой понять сущность и происхождение психики и механизмов поведения. Возник разрыв между физиологическими и психологическими исследованиями — наступил кризис.

Русская наука настойчиво искала и нашла выход из этой ситуации — выход из проблемы психофизического параллелизма был найден в последовательном изучении физиологических механизмов, лежащих в основе психических феноменов. В. И. Ленин в своей замечательной работе «Материализм и эмпириокритицизм», прямо не указывая, но несомненно имея в виду И. М. Сеченова, писал: «Он, этот научный психолог, отбросил философские теории о душе и прямо взялся за изучение материального субстрата психических явлений — нервных процессов».[1] Крупнейший русский и советский невролог и психиатр В. М. Бехтерев, выступая на III Международном психологическом конгрессе в Мюнхене в 1896 г., сказал: «Наш прославленный русский физиолог, профессор Сеченов, первый изучивший в 60-х годах задерживающие центры в мозгу, на вопрос о том, кто должен разрабатывать психологию, дал в результате продолжительной работы ответ — физиологи. На того, кто, не проводя серьезных исследований в качестве физиолога и психиатра, назовет себя в будущем столетии психологом, серьезные люди будут смотреть так же, как на человека, который считает себя архитектором, но не учился в технической школе или в строительной академии. Это мое твердое убеждение» (Бехтерев, 1954, с. 405). А спустя еще несколько десятилетий, когда уже определились методологические позиции обеих наук, наш современный психолог А. Р. Лурия писал: «. . .психолог должен

[1] *Ленин В. И.* Полн. собр. соч., т. 1, с. 142.

ясно понимать, что знание законов работы мозга, осуществляющего психическую деятельность, для него также обязательно, как и знание общественно-исторических законов, определяющих формирование сознательной деятельности людей» (Лурия, 1978, с. 7). Таким образом, ясно, что физиологические процессы мозга являются той материальной основой, на которой развертывается психическая деятельность. В этом состоит сущность механизмов поведения.

Проблема соотношения между психическими и физиологическими процессами (психофизиологическая проблема), и сегодня являющаяся ключевой в теории отражения, теснейшим образом связана с основным вопросом философии — соотношением материи и сознания. Психофизиологическая проблема в сжатой форме сводится к вопросу И. П. Павлова: «Каким образом материя мозга производит субъективное явление?» Основная сложность при естественно-научной разработке психофизиологической проблемы представляется в необходимости объяснения специфических особенностей психических процессов отражения на основе механизмов деятельности нервной системы. К этим специфическим особенностям относятся предметность восприятия и его проецируемость во внешнее пространство, целостность, активность и недоступность психических процессов прямому чувственному наблюдению.

В целом основная парадоксальная специфичность психического заключается в формулируемости его характеристик не в терминах состояния субстрата, свойством которого оно является, а в терминах свойств его источника — объекта (Веккер, 1974). Сложности в объяснении свойств отражения объективного мира, специфических черт психических процессов, как правило, и служат основой для отрицания материалистического подхода к решению психофизиологической проблемы. Именно абсолютизация специфичности психических процессов и несостоятельность редукционизма приводили и приводят к агностицизму, идеализму, дуализму.

Широко известна гипотеза дуалистического интеракционизма одного из наиболее крупных современных нейрофизиологов Экклса, сформированная под влиянием концепции «трех миров» английского философа Поппера. На основе вывода, сделанного при анализе работ сторонников «научного материализма» (сущность представлений которых сводится к тому, что все психические процессы должны быть описаны в физических терминах) о невозможности создания нейрофизиологической теории, которая объяснит, как разнообразие мозговых процессов может быть синтезировано до целостного сознания, Экклс (Eccles, 1979) предполагает существование разных миров, находящихся в совершенно различных пространствах, но взаимодействующих между собой через «связывающий мозг», представленный фронтальной областью коры левого доминантного полушария. Несмотря на естественную критику подобных взглядов со стороны представителей самых раз-

ных областей научного знания (см.: Дубровский, 1980), сходные высказывания появляются как в философской, так и в физиологической (в том числе и учебной) литературе. Трудности в объяснении специфических характеристик психических процессов отражения с позиций нейрофизиологии кладутся в основу разделения сенсорной физиологии на объективную и субъективную.

При этом следует отметить, что особенности даже таких психических процессов, как ощущение и восприятие, не могут быть выведены из нейродинамических процессов, протекающих в специфических отделах сенсорных систем. Для этих отделов многочисленными исследованиями выявлено соответствие между физическими характеристиками действующих сенсорных сигналов и временно́й структурой импульсных реакций нейронов и/или местом их расположения. Получены данные о многомерной пространственной упорядоченности нейронов относительно непрерывного ряда величин, характеризующих изменения отдельных физических характеристик сенсорных стимулов. Однако становится все более очевидным, что описание сенсорных сигналов, анализ их физических характеристик нейронами специфических образований сенсорных систем является необходимой, но недостаточной операцией для целостного характера восприятия. Сегодня даже решение такой задачи, как обнаружение сенсорных сигналов, не может быть выведено из процессов, протекающих в соответствующих сенсорных путях. В нейрофизиологических работах показано отсутствие отличий реакций нейронов специфических отделов сенсорных систем на слабые стимулы в случаях его обнаружения или пропуска. Из психофизиологических исследований известно о влиянии на суждение испытуемого о наличии или отсутствии сигнала инструкции, установки, значимости сигналов и многих других факторов, в целом влияющих на критерии принятия решения.

Из процессов, протекающих на любом из уровней сенсорных систем, не выводятся такие особенности сенсорных образов, как предметность, проецируемость и т. д. Публичная наблюдаемость является существенным отличием физических явлений от ментальных. Однако что́ считать наблюдаемостью? Если реакции отдельных нейронов еще не позволяют давать однозначную интерпретацию процессов отражения, то представление о дистрибутивном характере описания сенсорных сигналов в активности многих нейронов или их совокупностей сегодня уже позволяет предполагать принципиальную возможность наблюдения. Выявление такой возможности послужило основанием для утверждений, что сенсорный образ формируется в тех отделах мозга, в которых пространственно-временно́е распределение активности обеспечивает описание сигналов.

Активный характер восприятия, как специфическую особенность психических процессов отражения, весьма часто связывают с деятельностью обратных (эфферентных, центрифугальных) путей в пределах соответствующей сенсорной системы. Так, в моно-

графии Кейделя «Физиология органов чувств» (Keidel, 1975) возможность прислушивания к мужскому или женскому голосу объясняется за счет нисходящих тормозных воздействий оливокохлеарного пучка. Однако необходимо отметить, что характерной особенностью для нисходящих путей в сенсорных системах, в том числе и оливокохлеарного пучка, является малочисленность аксонов, входящих в их состав, и широкое ветвление в тех образованиях, где они заканчиваются. Такая структурная особенность нисходящих связей по сравнению с восходящими сама по себе свидетельствует о малой вероятности локального воздействия на определенные сенсорные каналы обработки и проведения информации. Отсутствуют и прямые физиологические доказательства справедливости предположения о сопричастности центрифугальных путей к механизмам селекции значимых сигналов в пределах сенсорных систем.

Таким образом, в целом понять специфические особенности психических процессов отражения на основе деятельности специфических образований сенсорных систем не представляется возможным. Более того, становится все более явной условность понятия «специфические отделы сенсорных систем». Это обусловлено расплывчатостью критериев, по которым те или иные образования мозга относили к сенсорным, моторным или ассоциативным. И в первую очередь это касается кортикальных областей, относящихся к той или иной сенсорной системе. Однако и в настоящее время возникновение образов и такой психический процесс отражения, как ощущение, однозначно связываются с нейронной активностью соответствующих кортикальных центров, оставляя без внимания всю проблематичность наличия специфических кортикальных проекций у вестибулярной системы и сенсорных систем вкуса и обоняния. И при такой теоретической основе допускается возможность создания кортикальных электронных протезов для компенсации утраченной какой-либо сенсорной функции мозга.

В целом при изолированном рассмотрении деятельности сенсорных путей происходит их отрыв от целостных систем, обеспечивающих в каждый момент времени организацию определенных поведенческих актов. Отсюда сопоставление психических процессов отражения представляется естественным производить не с изолированными нервными процессами, протекающими в тех или иных отделах центральной нервной системы, а с установлением целесообразного согласования активности нервных элементов сенсорных и моторных систем, с установлением их определенной структуры как закона связи. Это и понятно, если считать, что сущность сенсорной функции мозга заключается в определении биологической значимости (смысла) сенсорных сигналов, проявляющейся в активизации определенных эффекторных аппаратов.

Если под предметом физиологии понимать функции и процессы, осуществляющиеся в различных живых системах, то с полным основанием можно утверждать, что в головном мозге не существует

таких нейродинамических процессов, которые были бы принципиально недоступны современным физиологическим исследованиям. Вся история физиологии XX века являет собой убедительный пример того, как мозг — материальный субстрат управления поведением — становился предметом непосредственного физиологического анализа.

Особенно впечатляющими являются успехи нейрофизиологии мозга, которая не только помогла понять многие интимные механизмы его работы, но и выработала новую систему знаний, позволивших в значительной мере преодолеть кастовую замкнутость отдельных физиологических школ и направлений. За последние годы накоплено множество фактов, касающихся нейрофизиологических коррелят разных форм поведения. Их невозможно перечислить даже в кратком виде, поэтому мы не будем на них останавливаться. Но заметим, что, получив прямой доступ к бодрствующему мозгу, физиолог располагает не только новым методическим средством, но и создает более строгую картину работы мозга. Из всего многообразия нейрофизиологических закономерностей мозговой деятельности, с точки зрения их использования для понимания механизмов поведения, для примера отметим только два. Во-первых, это открытие феномена мультисенсорной конвергенции афферентных потоков на одних и тех же клеточных элементах коры больших полушарий и подкорковых структур (Шеррингтон, Фессар, Экклс, П. К. Анохин, Э. Ш. Айрапетьянц). Это открытие позволило поставить вопрос о формировании временной связи на уровне нейрона с вовлечением мембранных и цитоплазматических структур клетки. Оказались более не соответствующими действительности представления о «мономодальных очагах возбуждения», «замыкании между ними временной связи» и другие. Так, в отношении принципа конвергенции, т. е. схождения множества афферентных стимулов в единственный анатомически ограниченный эфферентный канал, установлен универсальный характер для деятельности различных уровней центральной нервной системы. Это предопределяется наличием на каждом из ее уровней связей специфических образований сенсорных систем со структурами мозга, способными участвовать в организации моторного выхода за счет путей к мотонейронам черепных нервов или спинного мозга. В соответствии с этим источники нисходящих трактов являются местом схождения импульсных потоков от специфических образований различных сенсорных систем. Учитывая характерные черты процессов обработки информации на разных уровнях сенсорных систем и особую роль каждого из нисходящих путей в организации двигательных актов, естественно полагать, что на каждом из уровней центральной нервной системы моторный управляющий сигнал формируется, по-видимому, на основе выделения признаков сенсорных сигналов, релевантных по отношению к организации этих движений. При этом в соответствии с принципами интегративной деятельности мозга конечный результат будет определяться процессами взаимодействия, пространственно-

временной суммации и синхронизации импульсных потоков в совокупности нисходящих трактов к мотонейронам. Во-вторых, настойчивые поиски нейрофизиологических коррелятов условнорефлекторного торможения с убедительностью показали, что поведенческие феномены торможения имеют своей материальной основой не истинное синаптическое торможение, а сложную реорганизацию всей нейродинамической структуры условнорефлекторного процесса.

Приведенные примеры показывают принципиальную значимость нейрофизиологических исследований для построения более строгих концепций мозгового обеспечения поведения. Рассмотрение большого экспериментального материала современной нейрофизиологии позволяет по-новому анализировать многие бывшие умозрительными теоретические концепции, находя общее между ними и трансформируя детали. Так, концепции о психонервной деятельности И. С. Бериташвили (1966), об интегральном образе А. А. Ухтомского (1950), о модели потребного будущего Н. А. Бернштейна (1947), об акцепторе результатов действия (предпусковой интеграции) П. К. Анохина (1968) в разных аспектах и с разных позиций ставят на повестку дня проблему нейрофизиологических механизмов программирования поведения, т. е. скрытой предуготовленности организма к предстоящему действию в среде и со средой.

Программирующая деятельность мозга заключается в создании центральной организации поведенческого акта на основе доминирующей мотивации, прошлого жизненного опыта и в соответствии с вероятностной структурой среды. В качестве фундамента для формирования сложных поведенческих программ могут рассматриваться широкий набор готовых функциональных элементов, навыков, которые либо предопределены генетически, либо сформированы в индивидуальной жизни, но являются жесткими, стабильными. К ним в качестве примеров можно отнести безусловные рефлексы и стабильные условнорефлекторные связи. При анализе наиболее сложных форм поведения его программа представляется как система сложных (интрацентральных) условных рефлексов «без начала и конца», тонических (Купалов, 1963). В целом программа конкретного поведенческого акта может сводиться к моделированию его функциональной структуры как закона связи между жесткими функциональными элементами.

Учитывая, что оперирование со средой происходит при ее непрерывной изменчивости, прогнозирование будущего поведения должно носить только вероятностный характер. На это неоднократно указывали А. А. Ухтомский и Н. А. Бернштейн. Д. И. Дубровский пишет: «Вероятностное прогнозирование — фундаментальная функция головного мозга, обеспечивающая программирование и организацию текущих действий» (Дубровский, 1971, с. 151). А в связи с вероятностным характером поведенческих программ неизбежно встает вопрос об их избыточности. Детально рассматривая этот вопрос, Р. И. Кругликов пишет:

«. . . программы предстоящего поведения, их содержание оказываются полезными и адекватными потому, что, будучи избыточными по отношению к породившей их ситуации, они тем самым содержат в себе возможность эффективного использования в ином пространственно-временно́м континууме» (Кругликов, 1984, с. 94). Надо признать поэтому, что жесткое программирование вплоть до физико-химических параметров результата, постулируемое некоторыми физиологами, не способно обеспечить адаптивный характер поведения в непрерывно меняющейся внешней среде. Диапазон избыточности любой программы имеет свои пределы, свою норму реакции. Отвергая жесткое программирование параметров результата, мы тем самым признаем, что он не может быть программо(системо)образующим фактором адаптивного поведения. В качестве же такого программо(системо)образующего фактора выступает доминирующая мотивация, как центрально спроецированная потребность организма (Судаков, 1971; Батуев, 1980, 1981).

Доминирующая мотивация часто выводится из потребности в результате сдвига гомеостаза. Однако доминирующая мотивация может формироваться и при воздействии стимулов, ранее связанных с определенными подкреплениями. Живая система способна предвидеть изменения гомеостаза за счет сигналов, предвосхищающих сдвиг параметров от нормы или их возвращение к ней. В связи с этим и другие сенсорные стимулы способны изменять значимость сигнала, если они меняют доминирующую мотивацию. И тогда значимый стимул становится сигналом, вероятность реагирования на который определенной реакцией сопряжена с большей вероятностью достижения желаемого результата в соответствии с доминирующей мотивацией и прошлым опытом. В качестве результата определенного поведенческого акта выступает удовлетворение потребности снятия доминирующей мотивации, а эффективность действия оценивается по степени выраженности положительных эмоций. Последние как свидетельство успеха действия могут привести к изменению мотивации. Следует, по-видимому, признать, что система эмоций — единственная по способности осуществлять оценку степени релевантности действий организма в соответствии с доминирующей мотивацией и прогнозируемой вероятностью ее удовлетворения (Симонов, 1979а).

Условнорефлекторная деятельность, протекающая при наличии биологически значимых сенсорных сигналов, есть не что иное, как экстраполирование прошлого опыта с участием настоящей ситуации на предстоящее будущее. Именно с появлением сигнального влияния внешней среды на жизнедеятельность организма связывается возникновение психических процессов отражения (Леонтьев, 1940).

Логика наших рассуждений приводит нас к необходимости поиска на этом же пути концептуальной связи между физиологическими механизмами работы мозга и психическими процессами, определяющими целенаправленный характер целостного поведе-

ния. П. В. Симонов (1980) считает, что такая общая концептуальная платформа содержится в самом учении И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. «Наука о высшей нервной деятельности не есть ни физиология, ни психология в традиционном их понимании, ее нельзя однозначно отнести ни к биологическим, ни к социальным наукам, ибо она включает в себя элементы всех этих отраслей знания» (1980, с. 236). Процессы отражения и деятельности можно рассматривать в различных аспектах: со стороны нейрофизиологических, материальных механизмов этих процессов или со стороны содержания, значения, их отношения к отражаемым объектам внешнего мира и потребностям субъекта, т. е. как психическое, субъективное, идеальное. Любой одноаспектный подход к пониманию поведения лишь со стороны физиологических механизмов или только психологических закономерностей неизбежно возвращает нас к эпохе психофизического параллелизма и обрекает на идейное бесплодие.

А. М. Иваницкий с соавторами (1984) полагает, что «познание механизмов психики — это изучение того, как на основе изучения мозговых механизмов, их интеграции возникает новое качество в виде психики» (1984, с. 21). Под психикой понимается свойство высокоразвитого мозга воссоздавать внутренний образ действительности, которая воспринимается как нечто отдельное от субъекта. Эти авторы полагают, что правомерно существование специальной научной дисциплины — психофизиологии, отличающейся от физиологии поведения. Не все согласны с таким дробным делением отдельных научных направлений, к которым еще можно было бы добавить нейропсихологию (Лурия, 1973), в особенности в связи с неопределенностью границ самого предмета познания этих дисциплин и отчетливо обозначившейся в последние годы тенденцией к синтезу, интеграции различных областей нейронаук.

Основным путем для решения проблемы соотношения мозга и психики, отмечает А. М. Иваницкий (1986), является исследование, которое строится на параллельном изучении физиологических и психологических показателей в одном эксперименте. А отношения между психикой и мозговыми процессами имеют свою аналогию в соотношении информации и ее носителя. Тогда психика — это информация, составляющая содержание определенным образом организованных мозговых процессов. При таком определении естественно возникает вопрос о поиске, подборе тех нервных процессов, которые имеют определяющее значение. Исходя из системного подхода, решение возможно следует искать на пути сопоставления психических явлений не с отдельными нервными процессами, а с их организацией, с их системой. В этом плане в соответствии с классическими принципами рефлекса и доминанты перспективным представляется рассмотрение процессов сенсомоторной координации, т. е. установления целесообразного согласования активности элементов сенсорных и моторных систем. При таком подходе вскрывается предопределенность таких отмеченных выше

специфических особенностей психических процессов отражения, как их предметность, целостность, активность, проецируемость во внешнее пространство. Поддаются объяснению и некоторые психофизиологические феномены (сновидения, фантомные ощущения). Конечно, сказать, что процессы сенсомоторной координации могут являться тканью психических процессов отражения, это еще не решить психофизиологическую проблему. Однако исследования сенсомоторной координации являются тем магистральным путем, без которого трудно представить экспериментальное изучение восприятия и интерпретации мозгом информации.

Явления, составляющие нейрофизиологический код, и информация, непосредственно содержащаяся в этом коде, обладают определенным сходством внутренней организации. Поэтому задача состоит в понимании внутреннего смысла изучаемого явления, раскрытии информационного содержания мозговых процессов, обеспечивающих психическую функцию. Наиболее ярким примером оригинального подхода к изучению нейрофизиологических основ психической деятельности человека являются многолетние исследования Н. П. Бехтеревой и руководимого ею коллектива. Разработав методические подходы к долгосрочной регистрации многих нейрофизиологических показателей, в том числе и импульсной активности нейронов мозга бодрствующего человека, Н. П. Бехтерева обеспечила доступ к изучению нейронных коррелятов мыслительной деятельности. Принципиальным оказывается, исходя из представления об особом значении процессов сенсомоторной координации, что у людей при восприятии, удержании в памяти и произнесении слов структуры импульсных реакций нейронных популяций, отражающих акустические и смысловые характеристики слова, могут формироваться в ряде «неслуховых» мозговых образований, сопричастных к организации движений. В своей книге «Здоровый и больной мозг человека» (1980) она пишет: «Обнаруженные и исследованные нами паттерны — местные, привязанные к структуре тончайшие нейрофизиологические корреляты психической деятельности или, точнее, нейрофизиологическое выражение декодирования, детерминирования в значительной степени памятью, обучением, определяющими наряду с врожденными морфологическими характеристиками свойство структуры в той же структуре. Это — та нейродинамика (или ее часть), возникновение которой находится в прямой зависимости от участия структуры в обеспечении психической деятельности» (1980, с. 141). Развивая концепцию жестких и гибких мозговых систем обеспечения психической деятельности, Н. П. Бехтерева сформулировала не только новые теоретические положения общебиологического плана, но и создала новое представление о механизмах мозговой патологии, объединенных понятием устойчивого патологического состояния. Мышление человека как высшая форма оперирования информацией стало предметом целенаправленного нейрофизиологического исследования. Огромная информационная емкость человеческого мозга опреде-

ляется «количеством нервных клеток, количеством связей между нервными клетками, полифункциональностью популяций и отдельных нервных клеток, обучаемостью мозга и динамичностью механизмов, лежащих в основе всех видов его деятельности» (Бехтерева и др., 1985, с. 248). Перспективность подобного научного направления несомненна, однако впереди возникает еще больше вопросов, чем те, которые удалось решить. Одним из таковых является вопрос о механизмах формирования мозговых программ. Отдавая отчет в проблематичности таких исследований, авторы цитируемой монографии замечают, что «. . .важный вопрос о формах представления и способах преобразования информации, используемой в мозговых механизмах, считывающих сенсорный код и формирующих на его основе в центральной нервной системе программу ответной поведенческой реакции, реализуемую эффекторными системами организма, остается открытым» (там же, с. 33). Проблема здесь заключается не только в том, что методические средства современной науки (несмотря на их многообразие и изощренность) еще весьма ограничены, но и в необходимости поиска общей теоретической платформы, которая смогла бы послужить основой для дальнейшей расшифровки информационного кода психических процессов. В качестве такой теоретической основы могли бы служить как взаимодополняющие учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности и учение А. А. Ухтомского о доминанте.

ЛИТЕРАТУРА

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968. 548 с.

Батуев А. С. Программирование целенаправленного поведения и ассоциативные системы мозга. — Физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, с. 629—641.

Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981. 255 с.

Батуев А. С., Куликов Г. А. Введение в физиологию сенсорных систем. М., 1983. 247 с.

Бериташвили И. С. Об образной психонервной деятельности (1966). — В кн.: Нейрофизиология и нейропсихология: Избр. тр. М., 1975, с. 524—544.

Бернштейн Н. А. О построении движений. М., 1947. 255 с.

Бехтерев В. М. Выступление на III Международном психологическом конгрессе в Мюнхене (1896). — Избр. произв. М., 1954, с. 404—413.

Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. Л., 1980. 208 с.

Бехтерева Н. П., Гоголицын Ю. Л., Кропотов Ю. Д., Медведев С. В. Нейрофизиологические механизмы мышления. М., 1985. 282 с.

Веккер Л. М. Психические процессы. Л., 1974, т. 1. 334 с.

Дубровский Д. И. Психические явления и мозг. М., 1971. 386 с.

Дубровский Д. И. Информация, сознание и мозг. М., 1980. 286 с.

Иваницкий А. М. Вопросы психической формы отражения. Психика и информация. — Психол. журн., 1986, т. 7, с. 83—90.

Иваницкий А. М., Стрелец В. Б., Корсаков И. А. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. М., 1984. 200 с.

Кругликов Р. И. Избыточность как принцип программирующей деятельности головного мозга. — Вопр. философии, 1984, № 9, с. 86—94.

Купалов П. С. Учение о рефлексе и рефлекторной деятельности и перспективы его развития. — В кн.: Философские вопросы высшей нервной деятельности и психологии. М., 1983, с. 106—155.

Леонтьев А. Н. (1940). Проблемы возникновения ощущений. — В кн.: Избранные психологические произведения. М., 1983, т. 1, с. 143—183.
Лурия А. Р. Основы нейропсихологии. М., 1973. 374 с.
Лурия А. Р. Естественнонаучные основы психологии. М., 1978. 368 с.
Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951, т. 3, кн. 1. 392 с.
Рыбин И. А. Методологические вопросы биофизики. Свердловск, 1985. 32 с.
Сеченов И. М. Физиология и психология. — Избр. произв. М.; Л., 1952, т. 1. 772 с.
Симонов П. В. Память, эмоции и доминанта. — В кн.: VII Гагрские беседы. Нейрофизиологические основы памяти / Под ред. Г. Н. Ониани. Тбилиси, 1979а, с. 358—377.
Симонов П. В. Потребностно-информационная организация деятельности мозга. — Журн. высш. нерв. деят., 1979б, т. 29, с. 467—478.
Симонов П. В. Наука о высшей нервной деятельности человека и психофизиологическая проблема. — Журн. высш. нерв. деят., 1980, т. 31, с. 235—241.
Судаков К. В. Биологические мотивации. М., 1971. 304 с.
Ухтомский А. А. Доминанта и интегральный образ. — Собр. соч. Л., 1950, т. 1, с. 189—196.
Ухтомский А. А. Великий физиолог. — Собр. соч. Л., 1954, т. 5, с. 162—168.
Шевырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М., 1978. 240 с.
Eccles J. C. The human mystery. New York, 1979. 255 p.
(*Kandel E. R.*) *Кэндел Э. Р.* Клеточные основы обучения. М., 1980. 598 с.
(*Keidel W. D.*) *Кейдель В. Д.* Физиология органов чувств. М., 1975. 216 с.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

ОГЛАВЛЕНИЕ

**ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ:
НЕЙРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ
РУКОВОДСТВО ПО ФИЗИОЛОГИИ**

*Утверждено к печати
Отделением физиологии Академии наук СССР*

Редактор издательства *Б. Н. Ушаков*
Художник *О. М. Разулевич*
Технический редактор *М. Э. Карлайтис*
Корректоры *Г. А. Александрова, О. В. Олендская, Г. В. Семерикова и К. С. Фридлянд*

ИБ № 32995

Сдано в набор 17.11.86. Подписано к печати 19.03.87. М-17105. Формат 60×90 1/16. Бумага книжно-журнальная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 46. Усл. кр.-от. 47. Уч.-изд. л. 55.31. Тираж 3050. Тип. зак. № 264. Цена 4 р. 30 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука». Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.